

2009 届研究生博士学位论文

学校代码: 10269

学 号: 52060802003

華東師範大學

浙江天童受损常绿阔叶林恢复动态 及主要树种适应策略

院 系: 环境科学系

专 业: 生态学

研究 方向: 植被工程学

指导 教师: 达良俊

博士研究生: 康敏明

2009 年 5 月完成

University Code: 10269
Student ID: 52060802003

**Dynamics of restoration of Disturbed Evergreen
Broad-leaved Forests and Ecological Strategies of
Main Woody Speceis in Tiantong National Forests
Park, Zhejiang**

**A Dissertation in Ecology
To Be Submitted for The Degree of Ph.D.**

**By
Kang Minming
Supervised by
Professor Da Liangjun**

East China Normal University

Shanghai, China

May, 2009

学位论文独创性声明

本人所呈交的学位论文是我在导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确说明并表示谢意。

作者签名： 康敏明 日期：

学位论文授权使用声明

本人完全了解华东师范大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或其指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文用于非赢利目的的少量复制并允许论文进入学校图书馆被查阅。有权将学位论文的内容编入有关数据库进行检索。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

学位论文作者签名： 康敏明 导师签名： 达良俊

日期：

日期：

康敏明 博士学位论文答辩委员会成员名单

姓名	职称	单位	备注
宋永昌	教授	华东师范大学	主席
周秀佳	教授	上海中医药大学	委员
由文辉	教授	华东师范大学	委员
陈小勇	教授	华东师范大学	委员
车生泉	研究员	上海交通大学	委员

摘 要

常绿阔叶林是我国东部地带性自然植被，但长期的人为干扰导致面积日益减少，处于严重受损退化状态。并且由于干扰方式、程度各不相同，导致退化类型多样。因此，为了控制退化，加快恢复，急需阐明不同干扰下，受损常绿阔叶林恢复过程和机制。

本研究采用实验生态学方法，于 2003 年 10 月在浙江天童国家森林公园以米槠-木荷群落为对象，模拟区域不同干扰，以 4 种方式进行采伐：①在样地 I 中对高度大于 8m，DBH 大于 5cm 的大树进行择伐；②在样地 II 中将地上植物全部清除，保留枯枝落叶层；③在样地 III 中：清除地上全部植物，并清除枯枝落叶层和表土层（0-10cm）；④在样地 IV 中仅清除下木层和草本层，保留大树。

本文在前人研究的基础上，继续对群落物种组成、群落结构、生境因子进行定位追踪调查（2006-2008 年），以期归纳总结植物群落恢复初期（5 年）的恢复动态过程，判明其恢复格局。并从主要树种迁居方式、生长格局、繁殖策略方面，结合叶性状、构型等多层次，对恢复初期主要树种的生态适应策略的探讨，以期解析植被恢复的驱动力、限制因子，从而阐明恢复初期格局的形成机制，为受损常绿阔叶林的恢复提供理论依据。主要结论如下：

（1）不同干扰下植物群落物种丰富度在恢复 5 年内均迅速增加，并高于干扰前顶级群落的数量。前期表现为破坏严重的样地中呈现指数增长，第 3 年达到高峰，并出现拐点。5 年后干扰轻的样地中物种数最高。

（2）不同干扰样地内生活型组成改变显著。恢复 1 年以一年生、多年生草本为主，木本植物以落叶阔叶树种为主，而且随着干扰程度的增加而增加。随着恢复进展，群落分层逐渐形成，落叶树种优势度下降，常绿树种增加。至恢复 5 年，清除了植被，甚至去除了表土的样地上落叶阔叶树——南酸枣（*Choerospondias axillaris*）和檫木（*Sassafras tzumu*）已高达 6.5-7m。

（3）在前人研究的基础上，根据物种在恢复过程中出现和消失的情况，把各物种分为：维持种、消失种、迁入种和一过性物种。同时研究了不同干扰样地内木本植物种子散布方式和更新类型，得出强度干扰样地内恢复初期风力传播种子较多，常绿萌枝更新比例最高。常绿树种强大的萌枝能力，使得在受损群落恢复初期即出现顶级树种。

（4）对恢复初期不同程度干扰样地内光、空气和土壤温湿度、土壤化学性质的

测定, 以及植物群落恢复初期格局, 可将受损常绿阔叶林恢复划分为四种恢复类型。①更新促进型 (样地 I), 去除乔木层后光照的增加使得林下米槠、石栎等常绿阔叶树种得到释压而迅速生长。②更新抑制型 (样地 IV), 林下植被的去除导致耐荫蕨类的大量繁殖, 并占有很大优势, 阻碍了木本植物的更新和生长。③演替进展型 (样地 II), 充足的光照, 丰富的外来种源、原有物种的萌枝库、土壤种子库以及良好的土壤条件, 使得群落迅速进入次生演替过程。④演替迟滞型 (样地 III), 枯枝落叶层和表土层的去除导致种子库的破坏以及土壤养分的贫瘠, 从而抑制了部分先锋物种的定居, 或生长、繁殖, 物种丰富度低于其他样地, 且恢复速率明显落后于样地 II。受损常绿阔叶林恢复初期四种不同恢复格局的出现, 为本地区存在“多途径演替”假说提供了成因论方面的佐证。

(5) 对恢复过程中的两大种组: 迁入种和维持种中 7 个主要树种 (迁入种中选择落叶的山鸡椒 (*Litsea cubeba*)、檫木和南酸枣, 维持种以常绿的木荷 (*Schima superba*)、石栎 (*Lithocarpus glaber*)、米槠 (*Castanopsis carlesii*) 和栲树 (*Castanopsis fargesii*) 为研究对象) 的数量动态、空间分布格局, 以及高生长轨迹的测定, 得出干扰生境中以落叶树种为主的迁入种分布范围的扩大和种群数量的增加均大于常绿树种, 且与种子重量和传播方式有关; 对以常绿树种为主的维持种而言, 干扰后种群大小主要取决于干扰前种群大小和萌枝能力。迁入种早期生长速率大于维持种。

(6) 在恢复初期高生长速率是占据优势的重要途径, 对恢复初期 7 个主要树种叶性状 (包括最大净光合速率、比叶面积、叶氮磷含量) 和构型的测定和分析, 以期从树种转化光能以及获取光能两方面对树种的生长速率进行解释。结果表明: 以落叶树种为主的迁入种具有高光转化能力, 并对枝系结构的投入较低, 具有简单的枝系结构、扁平的树冠, 而将资源投资于枝条的生长, 即采取高获取低消耗的积极型生存策略, 是对光照充分环境长期适应的结果, 这保证落叶树种在恢复初期的竞争优势。以常绿树种为主的维持种具有低的光转化能力, 并对枝系结构的投入较高, 具有复杂的枝系结构、宽厚的树冠, 而对枝条生长的投资较少, 即采取低获取高消耗的保守型生存策略, 是对郁闭环境长期适应的结果, 这使得其在恢复初期高生长速率较低, 但是常绿树种成为后期优势种和林内伴生种的手段。

(7) 干扰强度和方式的不同导致资源可利用率的变化, 从而对植物叶性状和构型产生影响。其中, 光照和土壤养分是主要的环境因子。在干扰轻的郁闭生境中,

植物最大光合速率较低，植物倾向于形成大而薄的叶片、低分枝率、较小枝叶倾角、短枝条、平展的树冠以扩大截收光照的面积并减少自身维持的消耗，从而形成矮小的植株。随着干扰程度的增加，光照强度的增加，使得植物最大光合速率增加，同时形成小而厚的叶片，增加叶倾角以防止强光伤害。植株密度是影响植物构型的另一主要因素。在清除植被的干扰样地中，由于高的植株密度使得树种形成较高的分枝率、大枝倾角、长枝条、窄小的树冠，以快速生长而摆脱受压状态。植物叶性状和构型与干扰样地恢复格局相对应，有效的解释了植被恢复机制。

（8）对各干扰样地中长期发展预测，得出清除植被并去表土的干扰样地可能将比仅清除植被的干扰样地更早进入顶级群落阶段。这可能是由于土壤的贫瘠导致落叶树种高生长较为缓慢，而常绿萌生植株由于丰富的地下碳水化合物、矿物质营养的积累，保证其快速生长，从而可跨越常绿落叶混交林阶段而直接进入常绿阔叶林阶段。

关键词：常绿阔叶林，恢复，实验生态学，长期定位研究，生态适应，叶性状，构型

Abstract

Evergreen broad-leaved forest (EBLF) is a zonal forest ecosystem of Eastern China. Under the long-term, frequent disturbance of human activities, most of EBLF have been deteriorated to many degradation types, such as secondary forests, secondary shrub communities, and shrub-grassland, even to bare lands. It is very important to learn the restoration process and mechanism of EBLF following different disturbance levels.

The study site is located in Tiantong National Forest Park (TNFP, 29°53'N, 121°39'E), Zhejiang Province, Eastern China, several kilometers inland from the East China Sea. Five 20 m×20 m plots, at 260m above sea level, with a 25-30° slope, were established within TNFP, in October, 2003. The main composition of the community was evergreen broad-leaved species of Fagaceae, Camellia, and Symplocaceae and was dominated by *Schima superba*, *Castanopsis carlesii* and *Lithocarpus glaber*. Four plots were disturbed by diversity treatments according to the common natural or artificial disturbance types of this area, and the other was free of disturbances. The four treatments were: Plot I, removal of the aboveground canopy trees over 8 m, to simulate canopy gaps caused by selective logging or a typhoon; Plot II, removal of vegetation that simulated clear-cutting; Plot III, removal of vegetation, litter and the topsoil (0-10 cm) layer to represented landslides or mining disturbances; Plot IV, removal of the understorey vegetation below 8 m, which is standard forestry management practice. Plot V was left undisturbed.

Long-term monitoring investigations of floristic composition, community structures, and habitat factors were carried out sequentially (2006-2008) to clarify the restoration pattern and dynamics of vegetation in different degradation plots. From the invading, growing and regenerating stage, combining leaf traits and crown architecture of main woody species, the restoration mechanism of destroyed EBLF was tempted to discuss. The main results as follows:

(1) Species richness of disturbed plots increased sharply during the 5 years after

disturbance and was higher than the richness of the pre-disturbance plot. The richness increased exponentially in the early stage, reached the summit in the 3rd year after disturbance, and followed the inflexion. The richness was higher in the plot with light disturbance.

(2) The life-form was changed significantly in disturbed plots. The annual and perennial herb dominated in the 1st year after disturbance. Wood species was mainly composed of deciduous broad-leaved trees, whose numbers increased along disturbance levels. As the process of restoration, the stratification was formed with the decreasing domination of deciduous broad-leaved species and increasing domination of evergreen broad-leaved species. In the 5th year after disturbance, *Choerospondias axillaris* and *Sassafras tzumu* in the plot removal of vegetation and even removal litter and the topsoil reached the height of 6.4 and 7 m respectively.

(3) On the base of previous research, according to the appearance and disappearance of species, we divided the species in each destroyed plot into 4 species groups, residual species, disappeared species, invading species and once-appeared species. In the early stage of restoration, the species in heavy disturbed plots were mainly dispersed by wind, and the ratio of resprouting individual of evergreen broad-leaved trees was the highest. Due to the strong ability of resprouting, the climax species appeared in the early stage of restoration.

(4) According to the photosynthetic photon flux density, air and soil temperature and moisture, soil chemistry characteristics, and the restoration pattern following different disturbance levels, the destroyed plots could be divided to 4 types. 1) Accelerated regeneration (plot I), the evergreen broad-leaved species and shrub species understory grew rapidly after the remove of canopy layer. 2) Restrained regeneration (plot IV), the remove of understory led to the regeneration of fern, but its predominance restrained the regeneration and growth of woody plants. 3) Progressive succession (plot II), perfect soil and light condition, abundant seed resources, resprouting and soil seed bank accelerated the succession. 4) Delayed succession (plot III), poor soil nutrient and destroyed soil seed bank limited some pioneer species distribution and growth, the restoration rate of vegetation was slowly. The 4 restoration types proved

the multi-approach succession in this region.

(5) The number dynamic, spatial distribution, and height-growth trajectories of 7 main tree species of the main species group, invading species and residual species, were studied to discuss mechanisms of pattern and dynamics of the initial stage of restoration. The invading species included deciduous broad-leaved *Litsea cubeba*, *Sassafras tzumu* and *Choerospondias axillaris*. The residual species included evergreen broad-leaved *Shima superba*, *Lithocarpus glaber*, *Castanopsis carlesii* and *Castanopsis fargesii*. The results shown that, the distribution and number of invading species were higher than residual species, which were related with seed mass and dispersal type. For residual species, the population depended on the pre-disturbed population and the resprouting ability. The height growth of invading species was higher than residual species.

(6) Fast height growth was an important aspect of the domination at the early stage of restoration. Therefore, leaf traits (including the the maximum of net photosynthesis based on area (A_{max}), specific leaf area (SLA), leaf nitrogen and phosphor content (N, P)) and crown architecture of 7 main species were analysed to explain the height growth pattern via the light transform and capture. The results shown that, the deciduous invading species had high ability of light transformation, and simple crown architecture, flat-shaped crown with low investment, while high invested in the branch growth. The acclimation to strong light condition ensured the dominance of deciduous broad-leaved species at the early stage of restoration. The evergreen residual species had low ability of light transformation, and complex crown architecture, deep crown with high investment, while low invested in the branch growth. The acclimation to shade condition made the slow height growth of evergreen broad-leaved species at the early stage of restoration, but it was the powerful instrument to become the dominant species or the understory companion species at the late stage of restoration.

(7) The intensity and type of disturbance caused the change of resource availability, which affected the leaf trait and crown architecture. Light and soil nutrition were the main environmental factors. In light disturbed plot with shade condition, plant owned

low Amax, large and thin leaflet, low bifurcation ratio, small branch and leaf angle to horizon, short branch and flat crown to enlarge photosynthetic area and cut down consume of self-maintenance, then forming the short individual. Along the disturbance level, light increased, and plant had higher Amax, small and thick leaflet and large branch and leaf angle to horizon, which benefited the fast growth and self-protection under strong light. Individual density was another factor affecting the crown architecture. In the plot of vegetation removal, the high individual density caused the higher bifurcation ratio, the larger branch angle to horizon, longer branch length and narrow crown, which benefited growing fast and increasing competitiveness for light. The correspondence of leaf trait, crown architecture and restoration type explained effectively the mechanism of restoration.

(8) The middle-long term prediction of the future trajectory of each destroyed community shown that, the plot removal of vegetation, litter and the topsoil would enter the climax stage early than the plot only removal of vegetation. It might because the poor soil caused the slow growth of deciduous broad-leaved species, while the powerful accumulation of nutrition of the resprouting individual of evergreen broad-leaved species ensured the fast growth. It would make the destroyed vegetation span the deciduous and evergreen broad-leaved forest.

Key words: Evergreen broad-leaved forest, restoration, experimental ecology, long-term ecological study, ecological adaptation, leaf trait, crown architecture

目 录

摘 要	I
ABSTRACT	IV
目 录	I
第一章 前 言	1
1 研究背景	1
2 国内外研究进展	2
2.1 干扰对森林生态系统的影响	2
2.2 受损森林生态系统恢复动态	4
2.3 受损森林生态系统恢复机制	5
2.4 我国常绿阔叶林退化生态系统特征及其恢复	9
3 研究目的和意义	14
第二章 研究区域概况及研究方法	16
1 研究地区概况	16
2 样地设置及跟踪调查方法	17
2.1 样地设置	17
2.2 植被自然恢复跟踪调查	18
2.3 生境条件监测	18
第三章 受损常绿阔叶林恢复初期植物群落恢复格局及其动态过程	19
1 材料与方法	19
1.1 植被数据处理	19
1.2 土壤养分测定及生境数据来源	20
2 结果与分析	20
2.1 群落结构变化	20
2.2 生境因子动态	30
3 讨论	33
3.1 干扰对物种丰富度的影响	33

3.2 物种繁殖策略对受损常绿阔叶林种类组成的影响	34
3.3 受损常绿阔叶林恢复格局及多途径演替假说	36
4 小结	38
第四章 受损常绿阔叶林恢复初期主要树种的种群结构及空间格局动态	39
1. 研究方法	39
1.1 研究对象	39
1.2 数据分析方法	39
2. 结果与分析	40
2.1 种群结构变化	40
2.2 种群空间分布动态	48
2.3 生长轨迹	49
3 讨论	51
3.1 主要树种种群空间分布格局的成因	51
3.2 主要树种种群更新特征与群落动态预测	51
4 小结	55
第五章 受损常绿阔叶林恢复初期主要树种叶性状及其生态适应	57
1 研究方法	57
1.1 研究对象	57
1.2 实验方法	58
1.3 数据处理	58
2 结果与分析	58
2.1 不同树种叶性状比较	58
2.2 叶性状沿干扰梯度的变化	59
3 讨论	61
3.1 不同程度干扰对植物叶性状的影响	61
3.2 主要树种叶性状及对恢复格局的解释	62
4 小结	64
第六章 受损常绿阔叶林恢复初期主要树种构型及生态适应	66
1 研究方法	66

1.1 研究对象	66
1.2 构型参数测定	67
1.3 数据分析方法	67
2. 结果与分析	68
2.1 不同树种构型比较	68
2.2 不同样地中树种构型差异	69
2.3 构型指标相关性分析	72
3 讨论	73
3.1 不同树种的分枝策略	73
3.2 分枝格局的可塑性及对恢复格局的解释	75
4 小结	76
第七章 总结	78
附录 1 物种组成及相对优势度	82
附录 2 样方调查记录的植物名录	92
附录 3 科研成果	96
参考文献	97
后记	108

第一章 前 言

1 研究背景

由于科学技术的进步、经济的发展、人口的增加,人类生产、生活的足迹遍及全球。人类为了生存,对自然资源的需求日益增加。环境污染、植被破坏、土地退化、气候变化、水资源短缺、生物多样性丧失等增加了对自然生态系统的胁迫,大部分原有生态系统结构及功能退化。

森林生态系统是陆地生态系统的主体,是人类生存和社会经济发展的主要自然资源。森林不仅为人类提供木材和林副产品,而且对维持地球生态系统的平衡,保护生物多样性,改善自然环境等起着重要的作用。然而,森林是一个人类主导的生态系统(Noble & Dirzo 1997),人类社会发展的历史可以认为是人类对森林干扰的历史(刘增文和李雅素 1997)。在人类大规模砍伐之前,世界森林面积约 $6 \times 10^9 \text{hm}^2$,占地球陆地总面积的 45.8%,至 2005 年,森林面积下降到约 $4 \times 10^9 \text{hm}^2$,占陆地面积的 30% (<http://www.fao.org/forestry>)。人类活动的影响还导致森林生态系统的退化,使得其生产力减低,生物多样性减少,调节气候、水分以及生态系统营养元素的能力减弱(任海和彭少麟 2001)。森林面积的锐减及其功能的下降恶化了人类的生存环境,并直接或间接地制约了经济的发展。人类面临着合理恢复、保护和开发森林资源的挑战。

常绿阔叶林是我国最具特色的森林生态系统、亚热带地区的地带性自然植被。由于其分布地区气候温暖湿润,自然资源丰富,非常适于人类生存发展,是人口最密集、经济最发达的地区,因而常绿阔叶林也是受人类干扰最为严重的森林类型之一(Wangda & Ohsawa 2006; 宋永昌等 2007)。其中大多数人为干扰的强度大、影响范围广,包括:一次性彻底破坏,如农业垦殖、木材生产和消耗、战争等;高频次、低强度的破坏,如薪炭燃料的取材等(宋永昌等 2007)。从而导致常绿阔叶林面积大幅度减少(王希华等 2005),残存的常绿阔叶林大都呈现孤岛状分布,片段化程度很高,不同退化程度的逆行演替阶段群落随处可见,大部分退化为次生灌丛、灌草丛、甚至裸地,部分甚至达到不可逆转的状态,所造成的生态破坏已影响到经济的可持续发展,威胁到群众的身体健康和生命财产安全(宋永昌等 2005; 宋永昌等 2007)。但由于常绿阔叶林分布地区的水热条件优越,气候温暖湿润,当破坏不太严重时,一旦停止干扰,常绿阔叶林又可逐渐得到恢复(陈小勇和宋永昌 2004)。因此,为了控制退化,加快恢复,急需阐明人为干

扰下, 受损常绿阔叶林退化以及恢复过程和机制(宋永昌等 2005)。

2 国内外研究进展

干扰是指发生在一定地理位置上, 引起生态系统结构或功能发生变化的外界因素, 它使得生态系统动态过程偏离其自然的演变方向和速度(刘艳红和赵慧勋 2000; 邬建国 2000)。森林干扰包括自然干扰和人为干扰。森林中常见的自然干扰有风灾、火灾、雪灾、洪水、干旱、土壤侵蚀、山崩、滑坡、泥石流、冰川、火山活动、动物危害、病虫害等。人为干扰主要包括毁林、刀耕火种、采伐、砍伐下木、采集果实、扫除枯落物、放牧、大面积种植外来树种、工业污染、开矿、旅游等。人为干扰出现的高频率、高强度以及产生的深刻影响远远超过了自然干扰, 是森林退化的主要原因(朱教君和刘足根 2004), 而自然干扰对森林生态系统的作用往往因人为干扰的参与或诱发而加剧(王树功等 2005), 这促使生态学家对人为干扰下森林生态系统结构和功能的动态变化和机制进行研究, 以期为森林植被的恢复提供理论和技术支持。

2.1 干扰对森林生态系统的影响

2.1.1 物种组成和生物多样性

由于群落结构遭到破坏, 生境条件也发生变化(Ellsworth & Reich 1996; 杨徐烽 2008): 群落中光照增强, 空气和土壤温度上升, 空气和土壤湿度减少, 在中国亚热带地区, 强降雨的侵蚀甚至引起土壤退化, 养分含量降低等(赵其国 2002)。这将导致群落中耐荫的顶级种类减少, 而喜阳先锋树种数量增加(Toniato & de Oliveira-Filho 2004)。例如, 在中国受损常绿阔叶林中大量出现山鸡椒、檫木、拟赤杨、南酸枣、山合欢等落叶先锋种(达良俊和宋坤 2008); 在人为干扰严重的低山丘陵区域, 外来入侵种也明显增加(温远光等 1998b)。Sagar 等(2003)对印度干旱热带森林地区 5 个干扰梯度上群落特征的研究结果表明, 由于各研究地点干扰强度以及土壤氮含量的不同, 导致各群落中优势种和共优种的组成不同。Oyugi 等(2008)研究了人为干扰对肯尼亚阿拉布科-索科凯森林(Arabuko-Sokoke Forest)中的 *Brachystegia* 林物种组成和结构的影响, 发现人为干扰导致 *Julbernardia magnistipulata* 的消失。

生物多样性是人类生存和经济健康发展的基础, 它调节着整个生态系统的功

能和稳定性(Sagar *et al.* 2003; Singh 2002)。通常, 生物多样性在中度干扰强度或频率下达到最高(Peltzer *et al.* 2000; Wright 2002)。因为, 在弱干扰或无干扰的情况下, 只有竞争力强的优势种才能生存, 而在强干扰下, 只有耐干扰种才能生存, 因此, 多样性在中度干扰下达到最高, 即“中度干扰假说”(Connell 1978)。这一假说在很多研究中得到证实(刘艳红和赵慧勋 2000)。然而, 也有研究认为中度干扰并不能提高某些森林类型的生物多样性(Phillips *et al.* 1997)。Sagar 等(2003)在印度干旱热带森林地区 5 块受不同自然和人为共同干扰的地点进行研究, 结果表明, α -多样性指数沿干扰水平的增加而减少, β -多样性指数在干扰最强的地点最高, 其他 4 个地点比较相似。究其原因, 可能是由于干扰水平的增加导致资源可利用性的降低, 从而使得 α -多样性指数的下降(Brokaw 1985); 而高的物种: 个体数比值可能是 β -多样性指数在干扰最强的地点最高的原因(Sagar *et al.* 2003)。

2.1.2 群落结构

人为干扰会导致群落结构的明显改变。干扰程度越重, 群落层次以及高度级结构越简单(温远光和李信贤 1998)。重度干扰, 例如皆伐, 会导致植被直接退化到裸地或灌木阶段(任海和彭少麟 2001)。轻度或中度人为干扰通常都会导致群落乔木层个体数量或大径级个体的减少, 平均冠幅高度的降低; 而群落下木层物种和个体数量的增加(Rydgren *et al.* 2004; Toniato & de Oliveira-Filho 2004)。

对于干扰对水平结构的影响, Armesto 等(1986)推测频繁的、大尺度上的干扰会导致树种个体随机分布格局, 而林隙干扰等小尺度上的偶然干扰事件则使得树种个体的集群分布。在干扰强度大的区域, 物种倾向于由随机分布转变为集群分布的(Sagar *et al.* 2003)。Oyugi 等(2008)对人为干扰下肯尼亚阿拉布科-索科凯森林 (Arabuko-Sokoke Forest) 中的 *Brachystegia* 林物种组成和结构的研究发现, 长期择伐木材导致物种的随机分布。Sagar 等(2003)在印度干旱热带森林地区 5 个干扰梯度上进行群落特征研究, 调查结果表明 50%的研究树种的分布格局沿干扰梯度发生了改变, 其中 *Boswellia serrata*、*Holarrhena antidysenterica* 和 *Lannea coromandelica* 由集群分布转变为随机分布, 而 *Butea monosperma*、*Cassia fistula* 和 *Elaeodendron glaucum* 由随机分布改变为集群分布; 而另外 50%以丛生分布的树种不受干扰的影响。

2.2 受损森林生态系统恢复动态

植被恢复的过程实质上就是演替的过程。在一般状况下,如果退化的生态系统所受破坏并不严重,保留了部分原先群落的繁殖体和土壤条件,一旦干扰停止,只要给予足够时间,可以通过自然演替得到恢复;如果破坏严重,造成了退化生态系统发展中的不连续性、不平衡性,在自然状况下则很难或不可能回到原生的状态(宋永昌 2001; 宋永昌等 2007)。

亚热带常绿阔叶林恢复的通常模式是灌丛→马尾松针叶林→针阔混交林→常绿阔叶林。赵平等(1999)研究认为,在排除人为干扰的情况下,常绿阔叶林植被恢复的发展经历由退化草坡或灌丛→针叶纯林→以针叶树为主的针阔叶混交林→以阳性阔叶树为主的针阔叶混交林→以阳生植物为主的常绿阔叶林→以中生为主的常绿阔叶林(地带性顶级)的演替过程,从认识上由原来的演替的4个阶段划分为6个阶段。然而,环境条件不同,植被恢复的进程也不同。在低山丘陵区,植被的恢复过程是否经历针叶先锋林阶段取决于人为的干扰和植被与土壤的退化程度;在中山区缺乏马尾松(*Pinus massoniana*)种源而且山地气候湿润不利于马尾松生长,退化生态系统的植被恢复没有马尾松的入侵而直接进入以阔叶树种为优势的先锋群落(温远光等 1998a)。

植被在恢复过程中,物种数量的变化通常呈现出前期迅速增加,植物群落的丰富度先逐步上升到一个峰值,到了中期,物种开始呈现减少的趋势,在后期维持一定水平,无论是乔木层、灌木层还是草本层,物种数量的发展都有一个先发展后消退的变化过程(胡正华和于明坚 2006; 赵平等 1999a; 黄忠良等 2000)。

李兴东(1995)对天童常绿阔叶林次生演替序列的研究中发现,群落生物量的变化表现为开始时逐渐增加,达到一个峰值(标志着乔木层的形成和郁闭)后,持续下降一段时期,再又逐步增加,直到群落成熟和稳定;而群落净第一生产力变化过程存在两个峰值,且前一个峰值大于后一个峰值,即在整个次生演替过程中,演替前期阶段群落的净第一生产力反而较演替后期稳定阶段群落更高。

随着演替过程中群落高度、盖度的增加和结构的复杂化,群落调节小气候的能力逐步增强,群落内温度的波动幅度趋于减少,相对湿度趋向增加,土壤含水量也呈增加趋势(李兴东 1995)。由于生物量积累增加和枯枝落叶量增多,土壤微生物、动物多样性的提高,土壤有机质和氮含量也逐步增加,土壤理化性质得到改良,土壤肥力呈增长趋势,利于演替后续种的生长和发展,影响着群落种间竞争和物种更替,进而促进群落的发育(李翠环等 2002; 张庆费等 1999b; 张庆

费等 1999a)。

2.3 受损森林生态系统恢复机制

受损植被的恢复取决于干扰的尺度、强度、频率、方式，环境因子和资源有效性的变化程度以及植物内在抵抗干扰或在干扰后扩散、定居、生长和更新的能力(Turner & Dale 1990)。

2.3.1 干扰特征及环境因子

人为干扰对物种组成的影响主要为选择性的。火烧、放牧、森林采伐等干扰虽然在发生的最初阶段都是以对植物物种的“去除”为结果的，但其体现在物种组成上的变化却各不相同(毛志宏和朱教君 2006)。一定强度的火烧可以使一些耐火性较差的物种受到破坏，而是耐火性较强的物种得以存活；放牧使对牲畜来说适口性较好的植物受到干扰，留下适口性差的植物。森林采伐则可能依据经营的需要不同采伐不同的树种。皆伐是森林生态系统中最常见也是破坏力最大的干扰形式之一，在中国东部常绿阔叶林地区，皆伐所退化的裸地或灌丛需要经历 150 年时间才能恢复到顶级群落(李兴东 1995)。择伐通常造成林窗的出现(Johnson 1993)，使得不耐荫树种得以更新(Michael 1998)。连续的农田耕作会导致原有土壤种子库的丧失，并且改变土壤条件，从而限制了本区域常绿物种的分布，外来物种以及农业作物却大量生长(Michael 1998)。土壤破坏严重的废弃农田，其恢复过程变得缓慢(Niering 1953)。

干扰强度和频率对植被恢复速率具有重要影响。长期持续的高频率干扰会使得植被退化速度快，退化强度大，植被恢复缓慢甚至无法恢复(包维楷和刘照光 1999)。

我国东部常绿阔叶林大多为人为砍伐下形成的次生林，为常绿阔叶林恢复过程中，群落进展演替系列的一个阶段，可较快得到恢复。而在人类多次砍伐下所形成的次生灌丛，主要由萌枝能力很强的乔灌木树种所组成，群落高度一般 2-4m，由于间歇型的经常砍伐，将长期停留在次生灌丛阶段。次生灌丛遭到过度砍伐则形成次生灌草丛，生境干旱化，灌木种类和数量减少，草本种类和数量增多，成为以草本植物占优势的群落，恢复过程缓慢。常绿阔叶林遭到反复砍伐、火烧会导致严重水土流失，成为不毛的裸地，自然恢复受到阻碍(宋永昌等 2007)。

大量研究认为人为干扰以及所引起的环境因子的变化,尤其是资源有效性的改变,对物种的分布和植被群落的影响是巨大而持久的(Canham & Marks 1985; Donohue *et al.* 2000),控制了植被恢复的途径和速率。

通过研究,许多学者认同了干扰具有临时增加资源有效性的作用(Ellsworth & Reich 1996; 刘艳红和赵慧勋 2000)。例如,干扰通常会引起生物量的减少(包维楷和刘照光 1999),如乔木层的缺失,植株密度的减少,从而使得群落光照水平的增加;而土壤表面温度增加和蒸腾作用的降低,加速了有机质的分解或矿化,从而增加了养分对植物的有效性(刘艳红和赵慧勋 2000)。这使得干扰后植被的恢复初期主要以喜阳的速生先锋种为主,能够迅速占领空间。然而,随着时间的延长,生物量逐渐增加,资源的相对有效性一般会降低(Canham & Marks 1985),耐荫、具有较强竞争力的顶级种将占据优势。当然,当干扰程度极为严重,例如修建水库或建筑,则会导致生境的丧失。

2.3.2 植物性状

植物性状(plant trait)是指植物在漫长的进化和发展过程中,与环境相互作用所逐渐形成的内在生理和外在形态方面的适应对策,以最大程度地减少环境对自身的不利影响,一般仅限植物自身的结构特征,常用于物种之间进行比较的属性(McGill *et al.* 2006, 孟婷婷等 2007)。而功能性状(functional trait)是植物属性中能强烈影响有机体行为的那部分属性(McGill *et al.* 2006),简单来说,就是对植物的形态建成、生存生长、适应等行为具有强烈潜在影响的那部分属性特征,包括对资源的获取、利用、储存及适应能力等(Reich *et al.* 2003)。植物功能性状(plant functional trait)是反映植物对不同环境的适应及植物内部不同功能之间的生理或进化权衡后的一种属性表现,并对生态系统功能有一定影响的植物性状,强调其与生态系统过程和功能的关系(Diaz *et al.* 2004)。然而,由于目前对植物功能性状与生态系统过程和功能关系的认识还十分有限,因此难以划定植物功能性状和植物性状的明确界限(孟婷婷等 2007)。

植物性状包括植物营养性状和繁殖性状。植物营养性状分为枝干性状、地下性状、叶性状以及全株植物性状;繁殖性状有花序类型、位置、开花物候、花性、传播体扩散模式、种子质量、果实类型、干扰后的再萌芽能力等等(孟婷婷等 2007)。目前,利用植物性状来反映人类活动所带来的气候、大气、土地利用方式等的变化对植被生态系统的影响已成为生态研究的重点(Lavorel *et al.* 1997)。

2.3.2.1 物种繁殖方式

木本植物具有两种更新方式,即通过幼苗进行有性繁殖和通过萌枝进行无性繁殖(杨永川 2005)。幼苗更新取决于群落类型(Toniato & de Oliveira-Filho 2004),种子库(Nepstad *et al.* 1996),种子扩散方式、距离(Otero-Arnaiz *et al.* 1999),种子活力(莫季平 1995),幼苗库(张光富 2001),耐荫性,干扰(Kinloch & Friedel 2005),土壤养分、紧实度(Guariguata & Dupuy 1997),光照等环境条件(Ellsworth *et al.* 2004; Wassie *et al.* 2009)。以幼苗进行繁殖的植物则要经历一系列更新上的风险,如种子产量的衰退,种子库的破坏(Kinloch & Friedel 2005),花粉和种子扩散的失败,动物的捕食,种子的腐烂,幼苗的死亡(莫季平 1995),幼年个体竞争的失败等,使得个体数量的增长受到限制,对严重干扰的抵抗能力十分脆弱(Bond & Midgley 2003; 王希波 2005)。

演替早期物种的种子一般较小,大部分靠风力或者鸟类传播,扩散范围广(Vázquez-Yánes & Orazco-Segovia 1993),且常具有休眠的特性,可以在土壤中存活很多年,一旦遇到冠层开放或者因土壤受到扰动将其带到土壤表面等生境适宜的时机,这些种子就可能大量发芽(李庆康和马克平 2002)。演替后期物种的种子一般较大,传播距离较近,且在土壤中只能存活较短的时间,有的种子脱落后没有休眠而直接发芽(李庆康和马克平 2002),这对不适生境下的幼苗存活带来了很大的风险。

萌生能力是许多木本植物适应干扰的一种典型特性(Cruz *et al.* 2003)。具备萌枝能力的植物通常在其木质瘤(lignotuber)等地下器官储存大量的碳水化合物、矿物质营养库和休眠芽库(Cruz & Moreno 2001),一旦地上生物量受到损失,这些地下储存库将发挥作用,在伐桩或根部产生萌枝,并依靠地下营养储存对干扰造成的损害做出补偿(Canadell & Lopez-Soria 1998)。由于萌枝对环境压力具有更高的耐受性,因此在干扰胁迫下,萌枝通常比实生苗具有更高的存活力(杨永川 2005)。

受损群落原有物种的更新能力决定了其在群落发展中的地位。更新能力强的物种比在没有干扰的环境下具有更多的小径级个体和幼苗;而更新能力差的物种将具有数量稀少,甚至缺失的小径级个体(Oyugi *et al.* 2008),从而逐渐从群落中消失。

2.3.2.2 植物生长格局

植物的生长格局是其萌发后,生长过程中各种生活史对策的一个综合表现(宋坤等 2008)。由于植物生长对资源的需求以及对资源变化响应的不同,不同的植物生长格局可能各异,从而影响其在群落恢复中的地位。

植物的生长格局主要包括高生长和径向生长。群落恢复初期的喜阳先锋树种通常具有较快的高生长,以快速占据垂直空间资源,形成绝对优势,而后其生长速率逐渐减慢;而耐荫的演替中期种或顶级种,其胸径生长在初期均有较长的受压期,并生长速率较为稳定,逐步取代喜阳先锋树种优势地位(杨永川 2005)。

宋坤等(2008)运用年轮解析技术对中国东部常绿阔叶林常见树种米槎、木荷和石栎的生长特征进行了研究,结果表明米槎的径向和高生长速率均快于石栎和木荷;相比米槎和石栎,木荷具有较强的生长可塑性和耐荫性,而米槎和石栎的生长较为稳定;从而解释了三者在不同生活史阶段生态位的分离及共存机制。

构型也是植物生长格局的主要方面。植物体不同的枝系特征以及枝上各构件单元的配置及其动态变化特征反映了植物种对空间、光等资源的利用和适应策略,与植物间的竞争、群落的演替有密切关系(陈波等 2002)。孙书存和陈灵芝(1999a)在对北京东灵山落叶阔叶混交林和次生演替落叶阔叶灌丛中的辽东栎的构型特征进行研究,结果表明混交林中的辽东栎个体多生活在林隙中,与灌丛中的个体相比,树冠窄小,枝倾角大,上层第一枝级枝条较长以更好地获得光照。

2.3.2.3 植物叶性状

在众多的植物性状中,目前大多数植物生态学家认为一些叶片性状与植物的生长对策及植物利用资源的能力紧密联系,能够反应植物适应环境变化所形成的生存对策(Vendramini *et al.* 2002; 张林和罗天祥 2004)。叶性状不仅能够反映植物与气候、地理空间变异等自然环境之间的关系,也可以反映植物与干扰环境之间的关系,如火灾、放牧、砍伐、生物入侵和土地利用等(Diaz *et al.* 2002; Lavorel *et al.* 1997; 孟婷婷等 2007)。尤其是反映植物光合能力的叶片光合速率、比叶面积、干物质量、叶片氮、磷含量等性状,共同体现了植物在与环境适应过程中,为获取最大碳收益所采取的生存适应策略(Han *et al.* 2005; Pujol *et al.* 2008; Wilson *et al.* 1999),近年来,被广泛应用于植物与环境关系的研究中。然而,大部分研究集中于草本植物以及热带雨林地区,对干扰下常绿阔叶林植物叶性状的

研究较少。

Ellsworth 和 Reich(1996)对委内瑞拉亚马逊地区次生演替早期 5 种亚马逊树种光合、叶氮含量和比叶面积的研究中发现, 演替先锋种光合速率、叶氮含量最高, 而演替后期树种则相反; 随着演替的进行, 光照强度的减弱以及土壤养分可利用率的降低, 导致各树种的光合速率、叶氮含量以及光合速率的可塑性的下降; 并认为, 在热带森林次生演替早期, 由于可利用资源的变化性, 适合具有光合性状可塑性强的物种的生存。

2.4 我国常绿阔叶林退化生态系统特征及其恢复

我国最早的恢复生态学研究开始于 1959 年, 余作岳等人在广东的热带沿海侵蚀台地上开展的退化生态系统的植被恢复技术与机理研究(任海和彭少麟 2001)。对常绿阔叶林恢复生态学的研究较晚。

1983 年, 刘金林等(1983)在《植物生态学与地植物学丛刊》上发表《浙江省午潮山次生植被恢复过程中的群落学剖析》一文, 对受损午潮山森林植被, 经 20 年封山育林恢复过程中的群落学特征进行研究。同年, 谢帆和王素珍(1983)在《生态学报》上发表《恢复与发展井岗山区常绿阔叶林的初步探讨》一文, 从常绿阔叶林更新苗的分布和生态习性的研究入手, 并通过对更新苗种群和区系特征的分析, 初步揭示了在井岗山区, 恢复和发展以热带——亚热带区系植物为主要种类成分的常绿阔叶林的可能性。

在对我国自然生态系统退化深入研究的基础上, 陈灵芝(1990)提出, 退化生态系统恢复和优化人工生态系统组建的研究具有重大的理论和实践意义, 应该是我国生态学研究的主攻方向, 并认为应在不同气候带选择具有代表性、分布面积大的退化生态系统进行定位或半定位长期观察研究, 并利用现代信息科学和数量分析方法和技术研究各类退化生态系统的结构、功能、生物生产力及其生态效应, 根据各类生态系统退化特点, 采取相应的改良措施, 观察其顺向演替动态规律及其对环境的影响, 建立动态预测模型; 通过对现有的天然和人工生态系统的深入研究, 按照生物的特性及生物间相互关系的原理, 设计具有不同优良性状的人工生态系统, 并建立优化模型; 最终通过这项研究和示范, 使我国自然环境得以改善, 生物多样性得到维护, 并可永续利用生态系统及生物资源。

上世纪九十年代开始, 常绿阔叶林退化生态系统特征和恢复过程、机制等的研究越来越受到重视。常绿阔叶林生态系统退化的过程、特点及其机制研究成为

当前深入研究退化生态系统的关键和核心(包维楷和陈庆恒 1999)。研究重点主要包括以下几个方面:

一、对恢复过程中主要限制因子的探索

彭少麟(1995)通过对南亚热带气候特征的分析,认为南亚热带影响退化生态系统恢复的主导生态因子是土壤因子,主要是土壤肥力和土壤水份。对于极度退化的生态系统,由于无植被覆盖,总是伴随着严重的水土流失,土壤极度贫瘠,土壤结构其透水性和保水性差,植物可利用水资源极为有限。

安树青等(1997ab)研究土壤因子对次生森林群落演替的影响时发现土壤水分和土壤厚度是制约地处北亚热带的紫金山森林植被演替的主要土壤因子。

刘世忠等(1998)对不同程度人为干扰下粤东亚热带常绿阔叶林退化生态系统恢复的初步研究中发现,人为破坏较轻、尚保存有一定原生植被繁殖体的次生林生态系统,通过封山育林,可较快恢复成较为稳定的森林生态系统;在受到较严重破坏、但未致严重水土流失的散生马尾松灌丛草坡生态系统中,原生植被的种类和土壤的营养保留虽较少,但仍有一定数量的残留,并因受到附近阔叶林的影响,封山育林后,地带性植被优势种较易入侵并定居,退化生态系统的恢复亦较快;但在严重水土流失的散生马尾松草坡,生态系统极度退化,仅靠植被的自然恢复极其困难,需要一个相当漫长的过程。

二、恢复过程中群落结构变化

包维楷等(2000)定位研究了砍伐后中亚热带湿性常绿阔叶林次生群落自然恢复 15 年来乔木层的物种组成、结构、组织结构以及材积生产力等的动态变化,认为乔木层密度、胸径和树高分布格局的变化和立体空间的分化,推动了群落由单层向多层次立体结构发展,使群落更复杂化,并且,自然恢复的常绿阔叶林不仅有较高的树种多样性,也具有较高的材积生产力,似乎暗示在森林重建过程中,生物多样性的恢复和保护与追求较高的材积生产力并不矛盾,而是可以兼顾的。

石胜友等(2002)对缙云山风灾迹地森林群落恢复过程的研究中发现,木本植物 α 多样性在时间尺度上的变化随人工混交林演替的进行而增大,草本植物的 α 多样性则减少; β 多样性指数在不同的时间尺度上差异明显,说明风灾迹地人工混交林生态恢复过程中物种的周转速率相对较快,这主要是由于丰富种源的存在。在恢复第 2 年后,迹地内同时出现了大量的先锋种、阳生种和中生种的幼苗,进行同期发生演替,并且呈现顶级群落中的建群种小叶栲 (*Castanopsis carlessii* var. *spinulosa*) 和川灰木 (*Symplocos satchuenesi*) 和先锋种马尾松共存的现象(石

胜友 *et al.* 2001)。

Zhu 等(2007)对东北山区次生林生物多样性沿人为干扰梯度的变化进行了研究,结果表明目前次生林中所存在的干扰并没有降低林冠层和林下植物的稳定性和复杂性,其丰富度随干扰水平的增加而增加,而其他多样性指数无显著变化;但较高的干扰强度对草本植物的生存环境产生了影响,使得草本植物的多样性在中等干扰水平下达到最大值。

贺金生等(1998)探讨了长江三峡地区植物群落物种多样性与人为干扰的关系,结果表明,干扰程度的不同导致群落物种多样性变化的差异,而退化生态系统各层次结构和自然生态系统差异较大,即使多样性维持不变,但组成结构上也发生了改变。

杨梅等(2007)对不同程度人为干扰后甜槠(*Castanopsis Eyrei*)群落几个主要种群分布格局的研究表明,随着人为干扰程度的加强,种群的繁殖对策发生变化,深山含笑、木荷、赤楠主要依靠较强的萌蘖能力进行更新,其聚集性随之增强;而甜槠作为原有植被中的主要种,繁殖体如种子、根桩、幼苗均比其他 3 个种多,恢复的速度更快,随着个体的生长和人为因素的影响,该种群向母树外围的扩散机率增加,使其聚集性减小。

三、恢复过程中的生境变化

张鼎华和林肖文(1993)对福建采伐迹地恢复阔叶林和人工种植杉木林土壤肥力变化的差异进行了连续 3 年的比较,采伐迹地常绿阔叶林在自然恢复 3 年内,土壤肥力得到提高,而由于杉木林在林分未郁闭前经常引起水土流失,导致土壤肥力下降。

张庆费等(1999ab)研究浙江天童植物群落次生演替与土壤的关系,发现随着演替的进展,土壤肥力呈增长趋势,且由于群落类型尤其是建群种的不同而呈现跳跃性和渐变性增长的特征。

张德罡(2002)利用人工模拟降雨的方法对砍伐和滑坡干扰下东祁连山杜鹃灌丛群落截留降水能力等进行研究,结果表明灌木群落受到破坏后,其保持水分的功能降低,尤其是滑坡地段,而砍伐样地其截留降水的能力由于在苔藓的超补偿作用下不但没有下降,反而略有升高。

干扰程度程度越大,会导致群落内各高度层次上空气、土壤温度日变化越剧烈,然而随着恢复的进程,温度日较差逐渐减小(杨徐烽 2008)。

四、恢复过程中植物生理生态学变化

孙谷畴(1994)从光合生理方面解释了干扰后恢复过程中物种的替代过程。当密林受到严重干扰时,乔木幼树和罗伞(*Ardisia quinquegona*)等由于郁闭树冠的消失,太阳辐射、日间温度、风速以及地表蒸发量的增大,导致光合速率、气孔传导率和光能利用效率的降低,从而逐渐从群落中消失,被一些适应干旱环境、具有高的水分利用效率的草本所代替,随后具有较高光合速率的桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)和九节(*Psychotria rubra*)进入迹地,木荷(*Schima superba*)和马尾松等在迹地生长,从而改善迹地的小生境,有利于罗伞和乔木幼树生长及逐渐成林,但这一过程持续时间较长。为加快亚热带季风常绿阔叶林的植被恢复,可以首先建立阔-阔或针-阔混交林,使立地条件得到改善,使幼树在林冠的庇护下得以成长,然后逐步取代先锋树种。

卢训令(2006)和丁圣彦等(2007)对恢复1年各样地更新层常绿阔叶林主要优势种栲树(*Castanopsis fargesii*)、木荷、米槠(*Castanopsis carlesii*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)幼苗幼树光合生理生态特征进行了研究,结果表明在干扰样地强烈的太阳辐射和夏季高温中,石栎与木荷仍能保持极强的光合能力,从而预测在不久的将来,石栎与木荷必将在受干扰样地中占据良好的生态位,成为小群落中的主要优势种。

五、系统性研究

温远光等对广西大明山人为干扰下退化生态系统及其不同恢复阶段群落的光照强度(温远光等 1998c)、温湿特征(温远光等 1998d)、群落外貌特征(温远光等 1998e)、垂直结构及动态(温远光和李信贤 1998)、物种多样性的发展趋势与速率(温远光等 1998a)、植物区系分析(温远光等 1998b)、木本植物密度变化(温远光 1998b)、植物生长动态(温远光 1998a)、优势种种群结构及动态(温远光等 1996)等进行了系统、深入的研究,认为光照是生态系统由喜光、阳性植物向中生性和耐阴性植物演替的重要推动因素(温远光等 1998c);随着恢复的进行,小气候得到改善,群落结构逐渐恢复,群落外貌、物种组成、植物生长动态以及优势种种群结构都呈现出一定的规律性变化;并且认为在南亚热带中山区,缺乏马尾松(*Pinus massoniana*)种源而且山地气候湿润不利于马尾松生长,退化生态系统的植被恢复过程可以不经马尾松先锋林的阶段,而直接进入以阔叶树种为优势的先锋群落,从而大大缩短了中山山地退化生态系统植被向中生性顶级植被恢复的进程(温远光等 1998a)。

罗应华(2004)在前人研究的基础上对大明山常绿阔叶林退化生态系统自然恢

复过程中群落动态学进行了研究,进一步探讨该区域退化生态系统自然恢复过程中群落演替的规律。研究者认为,群落的演替是阻碍作用模式,即先锋植物对后来者的作用是阻碍超过适宜作用,先锋植物的不是为后来者创造条件而主动退出的,而是在竞争中被逐渐淘汰;在植被恢复的前期,何种先锋树种的定居对植被恢复的速率有至关重要的影响,而环境的退化程度、种源、植物本身特性和其他一些因子共同作用决定了先锋群落是由哪些植物组成。

曾馥平、吴海勇、宋同清(宋同清等 2008; 曾馥平等 2007; 吴海勇等 2008)等通过对桂西北喀斯特 4 种不同人为干扰类型下,自然恢复 22a 后植被群落结构、演替规律与土壤养分变化的研究,结果表明干扰区群落高度、盖度、生物量和物种多样性均远低于周边的自然保护区,其中整坡火烧+垦殖的破坏性最大,呈现了石漠化景观,整坡火烧+放牧次之,采樵属选择性干扰,采樵+放牧+坡脚火烧的恢复相对较快,没有放牧干扰的采樵+坡脚火烧恢复更好;随着群落由草丛→草灌丛→灌丛→藤刺灌丛→乔灌丛→顶级群落的顺向演替和发展,群落的高度、生物量和物种多样性、土壤养分逐步增加。

宋永昌等(2007)通过十几年的研究,从景观、群落、优势种生理生态、生殖生态、种子散布与更新以及遗传组成、土壤系统与植物系统的相互作用、干扰与恢复定位实验、生态恢复措施等,多层次、多方面系统地探讨了中国东部常绿阔叶林退化类型、动因、退化机制以及生态恢复,在研究方法、理论以及实践上极大的丰富了恢复生态学的研究。

然而,对常绿阔叶林生态系统退化以及恢复机制是一项综合性很强的研究,涉及学科范围很广,开展这样的研究既无经验,可供借鉴的成果也不多,相关研究只能在摸索中前进(宋永昌等 2007)。

以往的受损常绿阔叶林恢复研究中,往往采用空间代替时间的方法。朱守谦等(2002)通过调查 30 个不同演替阶段群落,对退化喀斯特森林自然恢复的过程和格局进行研究时发现,由于植被自然恢复过程中人为干扰的影响,使得演替过程中呈现出波动,加剧了对演替机制研究的难度,认为模拟各种人为干扰,如不同强度的砍伐、火烧等的实验定位研究将提供一种较理想的途径。并且认为由于进行时空互代法的研究时,研究者应对整个研究地区的生态学有透彻的了解,不同演替阶段群落所处的气候、地形、基质、土壤必须一致,且在起源、发生、发展经历上是同质的(朱守谦等 2002; 宋永昌 2001);用空间来代替时间的方法往往会容易产生把空间因素引起的群落变化与群落在时间上的变动相混淆,产生较

大的误差(Kenkel *et al.* 1997), 不能很好的还原演替的原貌(彭少麟 1996), 所以此方法有其可操作性强的一面和精确性欠高的一面, 认为要强化实验生态定位研究的方法, 以补充、校正, 深化时间系列法研究的结果, 两者的综合将相得益彰(周先叶等 1999)。因此, 实验生态学与长期定位研究相结合, 可以在较长的时间尺度上, 运用实验的手法来准确地揭示生态现象背后的机制, 这成为目前植被生态研究的热点和前沿(Nakamura *et al.* 2005; Rees *et al.* 2001; Takahashi *et al.* 2003)。

对受损退化常绿阔叶林恢复机制的研究以往多针对种群和群落水平, 近年来, 利用植物性状探讨植物与环境之间关系的研究越来越受到重视。尤其对优势种植物性状的研究可以解释恢复过程中的物种更替现象以及恢复格局的形成, 并可以预测群落发展方向。

3 研究目的和意义

植被恢复是生态科学的最终试验(米湘成和马克平 2003), 实验生态学无论在各种生态理论的验证还是生态恢复实践中越来越被广泛重视(Silvertown *et al.* 2006; Uhl & Jordan 1984; 达良俊等 2007; 马克平 2008)。针对我国东部受损常绿阔叶林的群落动态和恢复过程, 2003 年于浙江天童国家森林公园设定了固定样地, 模拟常绿阔叶林不同的受损程度, 长期监测生物群落和生境因子的动态过程, 探究常绿阔叶林恢复的途径, 揭示恢复进程中的限制性因子(达良俊等 2007; 达良俊和宋坤 2008)。

杨徐烽(2008)、达良俊等(2007)针对不同干扰下常绿阔叶林植被恢复 3 年的植物群落动态和生境动态, 初步分析了各样地恢复特征。

然而, 群落演替的核心是种群的更替, 因此, 自然恢复过程中各物种、尤其是优势种的种群特征研究极为重要(朱守谦等 2002)。种群特征包含多方面内容, 如种群的密度、出生率、死亡率、年龄结构、分布格局等(尚玉昌和蔡晓明 1992), 这决定于物种的生物学特性, 如形态结构、物候、繁殖能力、种子特征、生长发育速度等; 生态学特性, 即物种间及物种与环境间的相互作用, 如耐荫性、耐旱性、是否耐贫瘠、竞争力大小等; 以及生理生态学特性, 如光合生理生态等。因此, 需要从种群、个体水平上研究常绿阔叶林恢复过程中主要种类, 特别是优势种的生物学、生态学以及生理生态学特性, 阐明它们在维持生态系统抗干扰能力和恢复能力中的表现, 揭示它们对干扰的响应模式以及群落动态变化中物种相互

更替的原因(朱守谦等 2002)。近年来，不少研究从植物性状等方面阐明物种在恢复能力中的表现和响应方式，从而揭示恢复格局的形成以及恢复机制。

因此，本研究拟在杨徐烽（2008）对恢复 3 年样地追踪调查的基础上，对各样地恢复 5 年来的群落和种群结构动态进一步分析研究，以阐明受损常绿阔叶林恢复初期主要限制因子，恢复格局及动态过程，并对群落的短期发展趋势进行预测。另外通过调查主要树种叶性状和构型，对恢复初期主要树种的生态适应策略进行探讨，以期揭示恢复初期恢复格局的形成及其恢复机制，为受损常绿阔叶林的恢复提供理论依据。具体研究路线如图 1 所示。

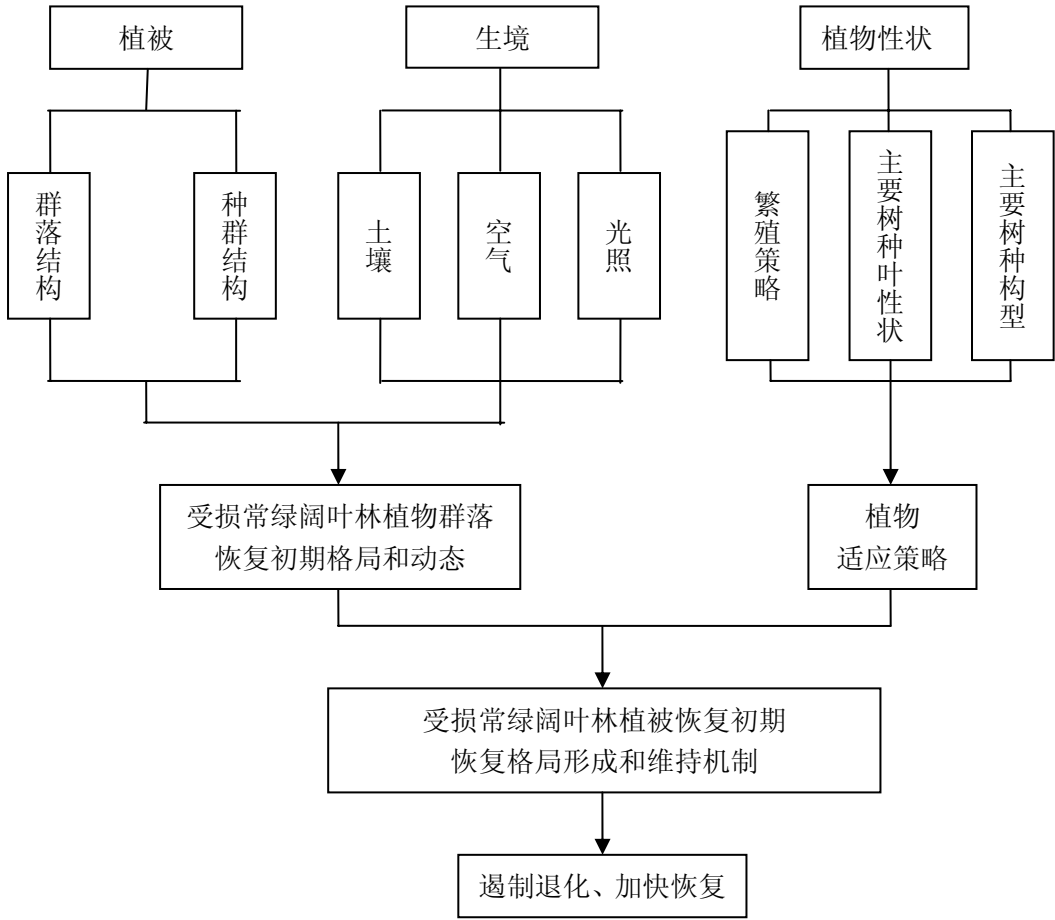


图 1 受损常绿阔叶林恢复初期恢复动态及主要树种适应策略研究路线

Fig. 1 Research process of Dynamics of restoration of Disturbed Evergreen Broad-leaved Forests and Ecological Strategies of Main Woody Speceis

第二章 研究区域概况及研究方法

1 研究地区概况

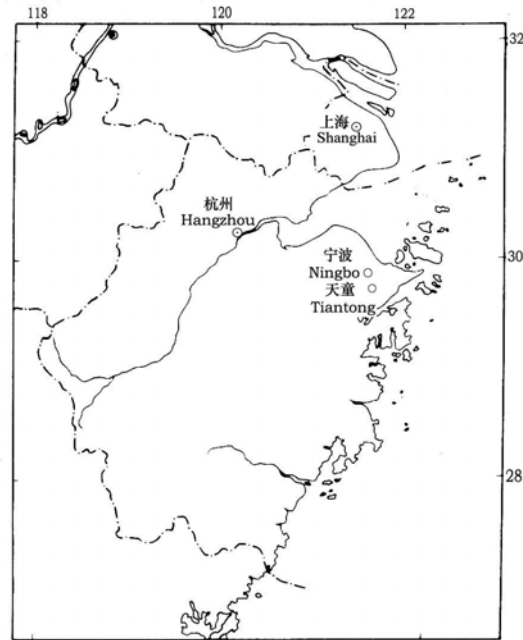


图 2-1 天童地区地理位置

Fig. 2-1 The location of Tianlong area

研究区所在天童国家森林公园位于浙江省宁波市鄞县东南部，地理位置 $29^{\circ}48'N$ ， $121^{\circ}47'E$ （图 2—1），属于典型亚热带气候，全年温暖湿润。该地森林植被保存良好，是浙江省东部丘陵地区地带性植被类型一块难得的代表性地段。年平均气温为 $16.2^{\circ}C$ ；最热月出现在 7 月，平均温度为 $28.1^{\circ}C$ ；最冷月出现在 1 月，平均气温为 $4.2^{\circ}C$ ；大于 $10^{\circ}C$ 的年积温为 $5166.2^{\circ}C$ ，Kira 的温暖指数是 $135^{\circ}C \cdot \text{月}$ ，寒冷指数是 $-0.8^{\circ}C \cdot \text{月}$ ，无霜期 237.8 天。年平均降水量为 1374.7 mm，多集中在夏季（6-8 月），占全年降水量的 35%-40%，冬季（12-2 月）冷而干燥，雨量仅占全年的 10%-15%，春季雨量一般大于秋季。因受梅雨峰系和台风影响，年内降水主要有两个高峰，各在 5、6 月和 7、8 月。年平均相对湿度达 82%，变率不大，各季之间最大变率在 5% 以下。年蒸发量为 1320.1mm，小于降水量，只有 7-10 月蒸发量稍大于降水量。雨量充沛，热量充足，水热同季有利于植物生长。土壤主要为山地黄红壤，成土母质主要是中生代的沉积岩和部分酸性火成

岩以及石英砂岩和花岗岩残积风化物。土壤厚薄不一，一般在 1m 左右，质地以中壤至重壤为主，全氮和有机质含量较高，一般在 0.2%-0.4%和 3%-5%之间，土壤 pH 值多为 4.5-5.0(宋永昌和王祥荣 1995)。

2 样地设置及跟踪调查方法

2.1 样地设置

本研究于天童放羊山东南坡，地理位置为 29°48'14.6"N， 121°47'17.6"E 海拔高度 260m，坡度 25°-30°。采用最小样方法(宋永昌 2001)，选取设置 5 个 20m×20m 永久样地，总面积 2000m²(达良俊和宋坤 2008)。

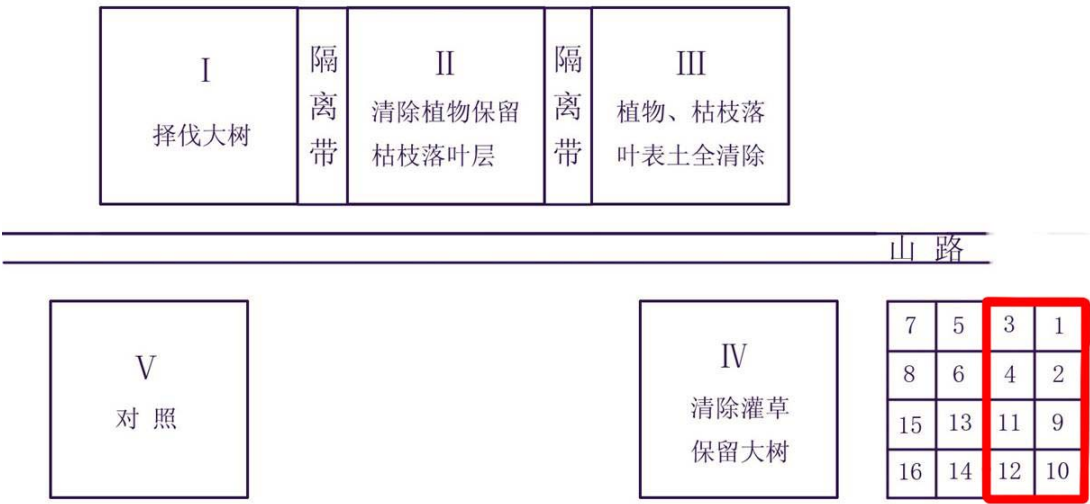


图 2-1 样地设置示意图

Fig. 2-1 The distribution of the experimental plots

注： I、 II、 III、 IV、 V 号样地均又被划分为 16 个网格，其编号如图，框内所示为自然恢复样格

根据当地的森林常见干扰方式，于 2003 年 10 月，通过人工模拟四种不同强度的干扰进行采伐。其处理方式分别为：样地 I，择伐大树 (>8 m)，对应于林业生产中的择伐取材(拔大毛)或自然干扰下所形成的林窗；样地 II，清除地上植物，保留枯枝落叶层，对应于林业生产中的皆伐；样地 III，清除地上全部植物，并清除枯枝落叶层和表土层 (0-10cm)，对应于山体滑坡、采石场、皆伐后的水土流失等；样地 IV，清除灌木层 (<8 m) 和草本层，保留大树，对应于下木层的

清理；样地V，对照样地，无任何处理方式。各干扰样地在采伐时均保留大树伐桩(达良俊等 2007)。

将每个样地分为 16 个 5m×5m 网格，每个样地的 1、2、3、4、9、10、11、12 样格进行自然恢复，5、6、7、8、13、14、15、16 进行人工恢复。

为了方便比较不同干扰强度对植被恢复的影响，下文图表中样地多以Ⅲ、Ⅱ、Ⅰ、Ⅳ、Ⅴ的顺序进行排列，干扰强度依次减弱。

2.2 植被自然恢复跟踪调查

本研究的对象是自然恢复植物群落，因此所做的工作也是针对自然恢复的样格。

对每个样格内所有乔木以及主要的灌木进行每木调查。鉴别植物种类，编号标定，测定每株植物的胸径 (DBH, cm)、高度 (H, m)、枝下高 (HB, m)、叶下高 (HL, m)，并定位，对植株中高度超过 1.5m 的萌枝同时测定胸径；对 <1.5m 的植物记录种类，测定高度、盖度和生长情况。由于采伐样地初期群落动态变化比较显著（集中在林床），因此在恢复 1 年至恢复 2 年，每年调查分春（4 月）、夏（7 月）、秋（10 月）、冬（1 月）四个季节进行；恢复 3 年至恢复 4 年，每年调查春、夏两季；恢复 5 年后，每年只调查秋季。

2.3 生境条件监测

生境因子监测包括土壤、空气，光照三方面(达良俊 *et al.* 2007)：

(1) 土壤温湿度监测：

每个样地埋设土壤温湿度监测仪 (ECH₂O)，监测 5cm 和 20cm 土层温度。

(2) 空气温湿度监测：

根据样地的不同受损程度和群落空间结构，分别在Ⅰ号样地设置 0.3m、1.5m 两个监测高度，Ⅱ号样地设置 8.0m 和 0.3m 两个高度，Ⅲ号样地设置 1.5m 高度，Ⅳ号样地设置 1.5m 层面，Ⅴ号样地设置 0.3m、1.5m、8.0m 三个高度，利用空气温湿度监测仪 (HOBO, H08-032-08) 长期监测。

(3) 光照监测：

利用 Dual Radiation Meter(Model DRM-FQ)监测各样地 0.3m 和 1.5m，Ⅳ号和Ⅴ号 8m 处光合有效光量子。

第三章 受损常绿阔叶林恢复初期植物群落恢复格局及其动态过程

干扰会导致森林植物群落物种组成减少,生物多样性降低,结构受损,分层性简单,层次减少,生态过程受阻,功能失调和生境恶化,从而引起群落功能退化。当群落结构受损较轻,干扰消失后,植物群落可通过自我调节得到快速恢复;而在外力的长期作用下,群落物种组成发生巨大改变,演替顶级由其他一些新的种类代替,使得群落不能达到正常的顶级而朝着另外的演替方向发展,即偏途演替;然而,当群落的受损是超负荷时,只依靠自然过程则很难或不能恢复到初始状态。控制受损森林植物群落恢复格局及动态的因素有很多,主要包括干扰方式、程度,生境因子的变化,植物繁殖体的迁移、散布,种群的更新方式,植物的生态学特性等等。

本研究针对不同受损程度常绿阔叶林植物群落物种组成、群落结构、生境因子的动态变化,试图阐明不同干扰方式、程度下对植物群落恢复初期格局和过程。

1 材料与方法

1.1 植被数据处理

按高度将植物群落分成乔木层 ($H>8m$)、灌木层 ($8m>H>1.5m$) 和草本层 ($H<1.5m$)

各层次优势种由优势度分析法(Ohsawa 1984)确定。公式如下:

$$d = 1 / N \left\{ \sum_{i \in T} (x_i - x)^2 + \sum_{j \in u} x_j^2 \right\}$$

其中, x_i 为前位树种(Top species,T)的相对优势度值(RD), 乔木层和灌木层用相对基部面积的百分比值 (RBA, Relative basal area, %) 表征每个种的优势度, 草本层用相对体积当量 (RVEV, Relative volume equivalent-value, %) 表征每个种的优势度。 x 为优势种(Dominant species)数量确定的优势种理想百分比(Ideal percentage share), x_j 为剩余种(Remaining species)的百分比(u)。 N 为种总数。如果群落只有一个优势种, 则优势种的理想百分比为 100%。如果有两个优势种, 则它们的理想百分比为 50%, 如果有 3 个优势种,则理想百分比为 33.3%, 依次类推。当 d 最小时, 前位种的种数即为群落优势种数。

相对体积当量由如下公式确定 (Kitazawa & Ohsawa 2002):

$$RVEV = \frac{H_i \times C_i}{\sum_{i=1}^s H_i \times C_i}$$

其中, H_i 为第 i 种的最大高度 (m), C_i 为第 i 种的盖度 (%)。

1.2 土壤养分测定及生境数据来源

2008 年 6 月, 在每个样地中采集 0~20cm 土样 3 个, 共获 15 个土样, 编号后装入封口袋, 带回。测定 pH、有机质、全氮、全磷、全钾、碱解氮、速效磷、速效钾、阳离子交换量含量。具体方法原理参考中国科学院南京土壤研究所主编的《土壤理化分析》(中国科学院南京土壤研究所 1978)。

空气、土壤温湿度及光照监测方法和样地植被跟踪调查方法见第二章。然而, 可能由于本研究区域临海, 湿度较大, 仪器对空气、土壤湿度的测定数量不准确。因此, 我们于恢复 4 年 (2008 年), 在测定光照的同时, 使用 WET 土壤三参数仪 (UK) 对各样地 5cm 土壤层的相对湿度进行了测定, 以期反映各样地土壤含水量的差异。

2 结果与分析

2.1 群落结构变化

2.1.1 物种丰富度

在不同程度干扰下, 各样地物种丰富度较对照均发生较大变化 (图 3-1)。干扰后, 除样地 I 物种丰富度保持不变外, 其余样地物种数量均大幅度下降。干扰后至恢复 5 年, 各样地物种丰富度呈现大幅度增加趋势, 并高于干扰前物种数量。除样地 I, 均呈现指数增长, 此后数量的增加速率变缓, 样地 I 和 II 在恢复 3 年时, 物种数量的增加达到一个高峰, 并出现拐点, 而样地 III 和 IV 的数量则转为对数增加的趋势。至恢复 5 年, 干扰程度较小的样地 I、IV 物种数量较高, 分别为 71 和 70, 干扰程度较大的样地 II 和 III 物种数量较少, 分别为 63 和 60。

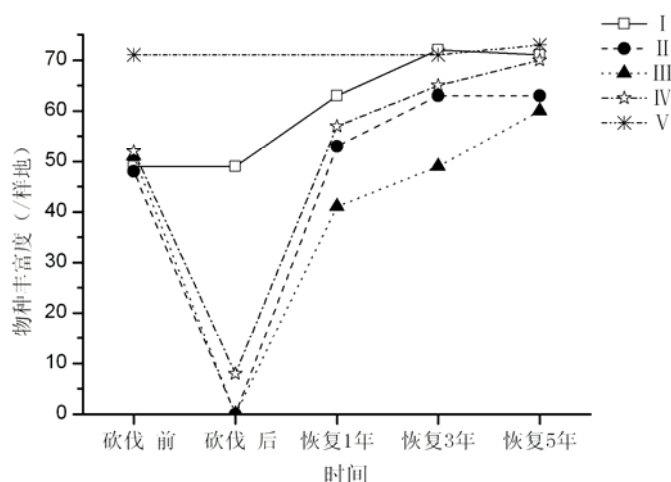


图 3-1 物种丰富度

Fig. 3-1 Species richness

注：干扰样地面积为 200m²，对照样地面积为 400m²

2.1.2 生活型组成

从各样地草本层物种数量以及相对优势度的动态变化可以看出（图 3-2），各干扰样地恢复后物种数量均大于干扰前。新增物种以落叶乔木、灌木以及藤本为主，如山鸡椒、南酸枣、大青、白背叶、盐肤木、长刺楸木、广东蛇葡萄、香港黄檀、山莓等。且在干扰严重的样地 II 和 III 中，落叶植物占据较大优势。

恢复 1 年时，常绿乔木树种在样地 I -III 草本层中占据较大的相对优势度，优势种有米楮、石栎、木荷等，而随着恢复的进程，其相对优势度下降；常绿灌木则相反，相对优势度逐渐增加，尤其是样地 I 和 II 中，其主要优势种有连蕊茶和山矾。样地 II 和 III 中，落叶树种优势度在恢复 3 年达到最大值，至恢复 5 年，其优势度下降，而落叶和常绿藤本的优势度增加，如菝葜、广东蛇葡萄、鄂西清风藤等。

样地 IV 中，多年生草本在恢复 1 年占据绝对优势，主要优势种为鳞毛蕨和狗脊。随恢复的进程，其相对优势度下降，常绿和落叶灌木的相对优势度逐渐增加，如连蕊茶、山莓、复盆子。而常绿乔木树种的相对优势度在恢复前期保持稳定。对照样地与样地 IV 类似，随时间的进程，多年生草本的相对优势度下降，常绿灌木的相对优势度逐渐增加，常绿乔木树种保持稳定，主要优势种为狗脊、油茶、里白。

从各样地灌木层物种数量以及相对优势度的动态变化可以看出（图 3-3），除干扰最严重的样地Ⅲ外，其余样地恢复 5 年灌木层物种数量大于干扰前。随干扰程度的增加，灌木层落叶植物数量及相对优势度也相应增加。恢复前期，样地Ⅱ和Ⅲ灌木层以落叶树种为主，在恢复 1 年，落叶乔木树种占据绝对优势，其单优势种分别为南酸枣和檫木；随恢复进程，落叶乔木树种相对优势度下降，落叶灌木以及常绿乔木相对优势度增加，样地Ⅱ中山鸡椒为单优势种，样地Ⅲ中具檫木和山鸡椒双优势种，样地Ⅲ中常绿树种所占优势度大于样地Ⅱ。样地Ⅰ灌木层在恢复 1 年主要以常绿树种为主，主要优势种有米槠、连蕊茶、山矾；随恢复进程，常绿灌木树种相对优势度下降，而常绿乔木和落叶树种相对优势度增加，至恢复 5 年主要优势种为米槠和山鸡椒。在恢复 1 年，样地Ⅳ灌木层还未得到恢复，恢复 3 年，常绿树种和落叶树种相对优势度平分秋色，主要优势种为欆木、红脉钓樟、米槠和石栎；至恢复 5 年，落叶树种相对优势度略大于常绿树种，主要优势种为檫木和连蕊茶。对照样地灌木层无明显变化，主要优势种为隔药枰、油茶、山矾和青冈。

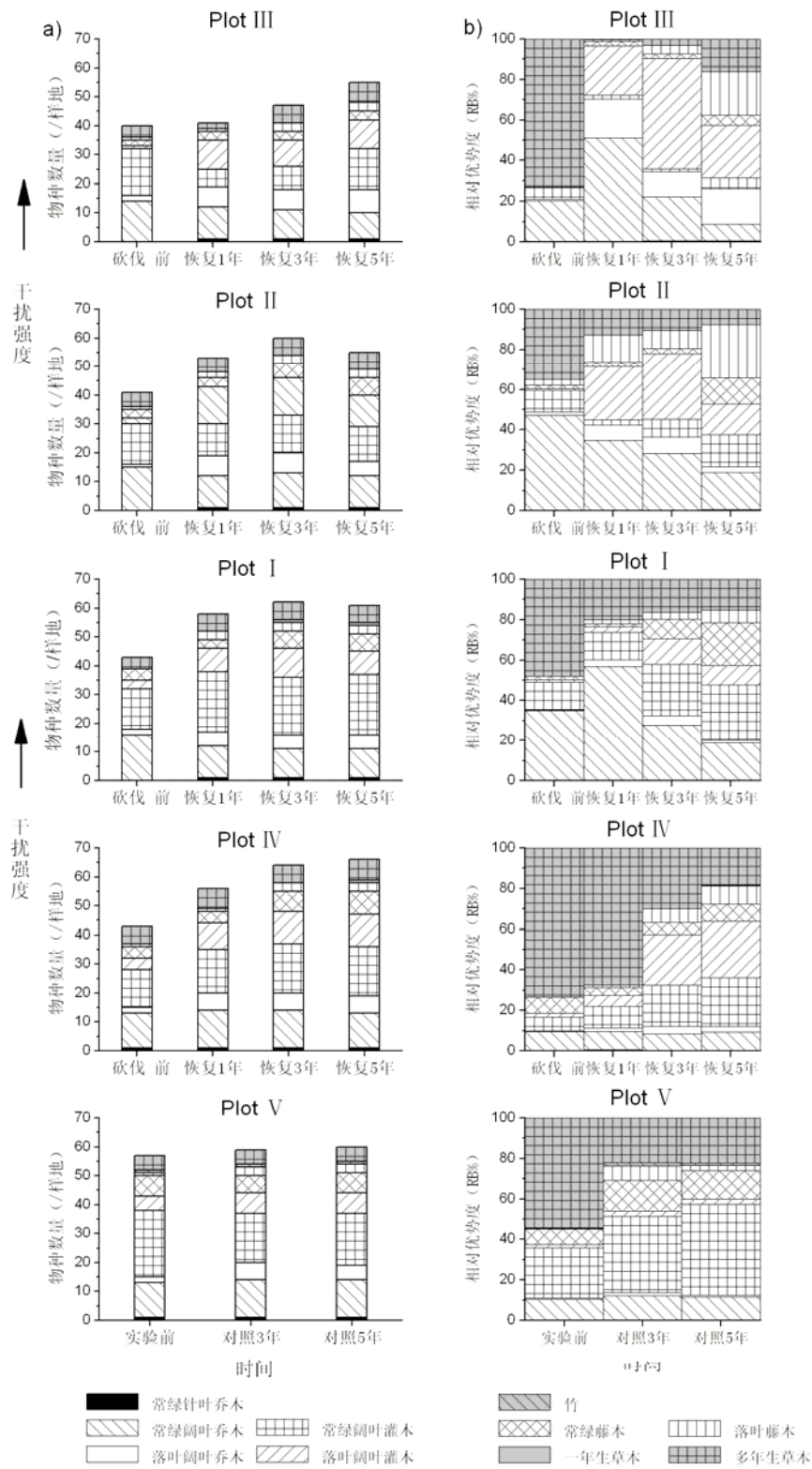


图 3-2 草本层物种数量及相对优势度

Fig. 3-2 Species richness and relative dominance (RD%) with different life-forms of herb layer

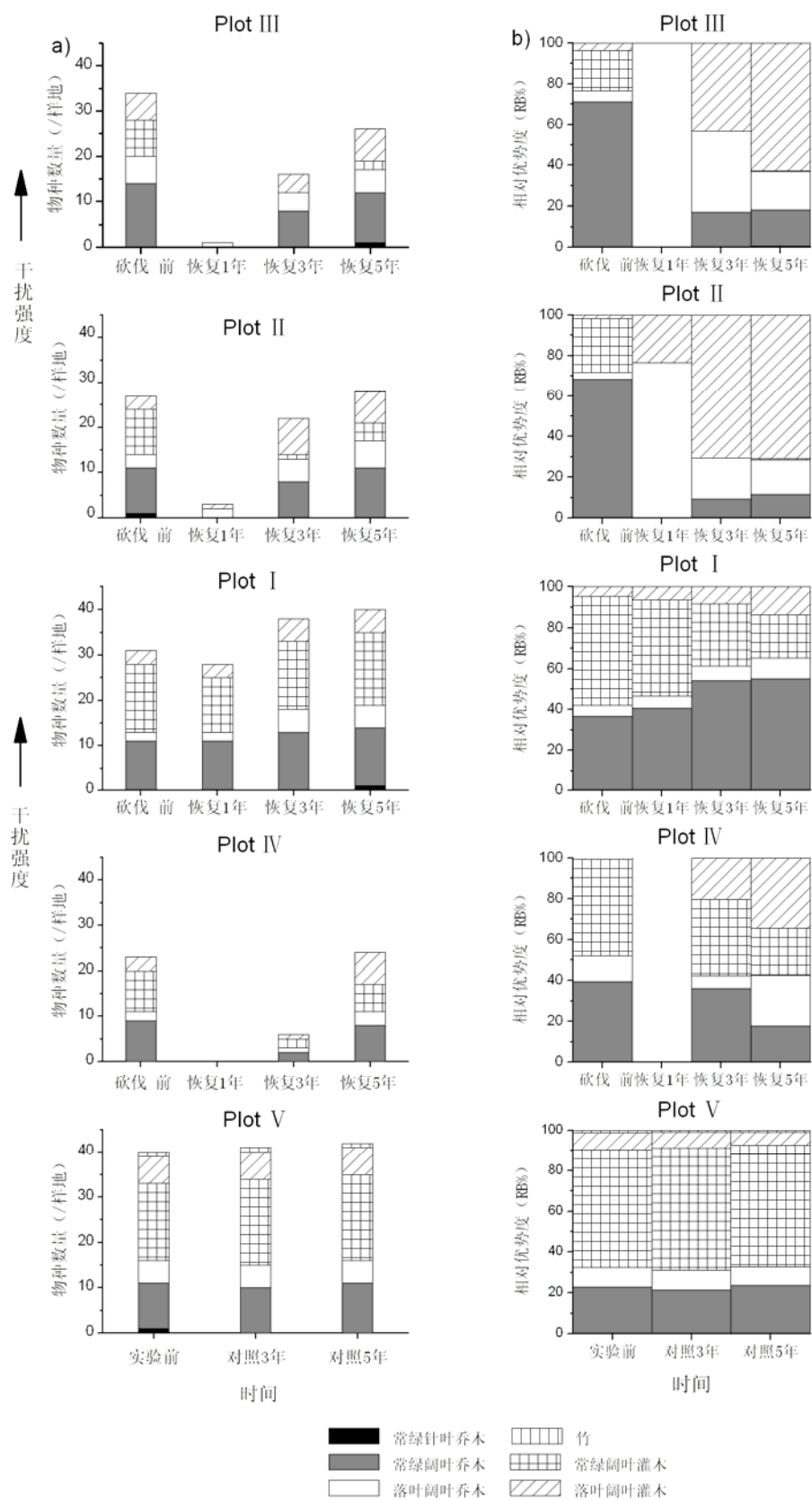


图 3-3 灌木层物种数量及相对优势度

Fig. 3-3 Species richness and relative dominance (RD%) with different life-forms of shrub layer

2.1.3 种组类型

参照杨徐烽（2008）的划分标准，根据各物种在干扰样地恢复过程中出现、消失和存在的情况，把各物种分为以下四个种组：

①维持种：将杨徐烽所划分的维持种（未被砍伐的树种）和重现种（原样地中存在的物种，在干扰发生后消失，在恢复过程中又重新出现的种）归并为维持种，即干扰前存在，干扰后未消失的物种，主要为萌枝能力强的演替后期常绿树种，如米槠、栲树、青栲、石栎、木荷等，以及样地 I 和 IV 中所保留的物种。

②消失种，原样地中存在的物种，由于干扰消失，再没有在样地中出现，多为常绿物种。如各样地中的东南石栎、小叶青冈，样地 I 的青冈，样地 II 的铁冬青和四川山矾，样地 III 的赤楠，样地 IV 的麦冬等。

③迁入种：原样地中没有的物种，在干扰后逐步进入样地，并在样地中一直存在，以落叶物种为主。如各样地中的白背叶和羊角藤，样地 I、II、IV 中的山鸡椒和南酸枣，样地 I-III 的土茯苓，样地 II、III、IV 中的山莓，样地 II 和 IV 的檫木，样地 I 中的大青和杉木，样地 II 的淡竹叶等。

④一过性物种，在样地恢复 5 年中出现，然后又消失的物种，以落叶物种为主。如样地 I 的南蛇藤、里白、茅栗，样地 II 的盐肤木，样地 III 的长刺楸木等。

由干扰样地种组组成（表 3-1）可知，干扰严重的样地 II 和 III 中，维持种数量较少，但在现有物种中所占比例略大于样地 I 和 IV。消失种数量及其在原有物种数中所占比例在干扰最为严重的样地 III 中达到最大，分别为 11 和 21.6%，样地 II 和 IV 中其次，而样地 I 中最小，分别为 3 和 6.1%；迁入种在干扰较轻的样地 I 和 IV 中数量及其在现有物种数中所占比例较大，其中样地 I 以阳性落叶物种为主，样地 IV 以草本、藤本和灌木为主，如千里光、珍珠莲、复盆子、冬青、茶；而一过性种数量在样地 I 中最多，为 3 种，其次为样地 II，为 2 种。

表 3-1 干扰样地种组组成

Fig. 3-1 Species groups of disturbed plots

样地	砍伐前 物种数	恢复 5 年 物种数	维持种 数量	消失种 数量	迁入种 数量	一过性种 数量
III	51	60	40	11	20	1
II	48	63	42	6	21	2
I	49	71	46	3	25	3
IV	52	70	45	7	25	1

2.1.4 垂直结构

干扰导致群落垂直结构发生很大改变(图 3-4)。在恢复 1 年,样地Ⅳ更新层只由草本层组成,至恢复 2-3 年,才具有灌木层。而样地Ⅱ在恢复 1 年只有南酸枣,赛山梅,拟赤杨 4 株萌生植株高于 1.5m,样地Ⅲ只有 1 棵萌生檫木高于 1.5m。

由图 3-7 可知,在干扰严重的样地Ⅱ和Ⅲ中主要以落叶树种为主,恢复 1 年,且至恢复 5 年,更新层最高层均由落叶萌生植株所占据。至恢复 5 年,样地Ⅱ中南酸枣萌生植株和檫木实生植株高达 6.5m;样地Ⅲ中檫木萌生植株高达 7m,为各样地更新层的最大高度。恢复前期,样地Ⅱ和Ⅲ中常绿树种的数量较少,其中萌生植株起到很重要的作用,尤其在恢复 1 年占据常绿树种植株总数的一半以上,随着恢复的进程,常绿实生苗数量也逐渐增加。至恢复 5 年,样地Ⅱ和Ⅲ中灌木层植株占有所有植株数量分别为 68.7%和 36.7%,灌木层植株密度分别为 3.1 株/m²和 1.4 株/m²。

在保留灌木层的样地Ⅰ中主要以常绿树种为主,干扰后最大高度为 4.5m,至恢复 5 年,保留植株细齿柃占据最大高度,6.7m。灌木层植株占有所有植株数量的 59.9%,密度为 1.9 株/m²。落叶树种的植株数量也较干扰前显著增加,但随恢复的进程,其数量下降。

在去除乔木层的样地Ⅳ中,常绿和落叶树种植株数量大致相同,其更新层高度的增加较为缓慢,至恢复 2 年,更新层植被平均高度不足 1m,至恢复 5 年,灌木层植株占有所有植株数量的 17.9%,密度为 0.4 株/m²,落叶树种拟赤杨萌生植株占据最大高度(3.2m)。

对照样地高度级结构变化不大,草本层常绿树种植株数量增加较多。

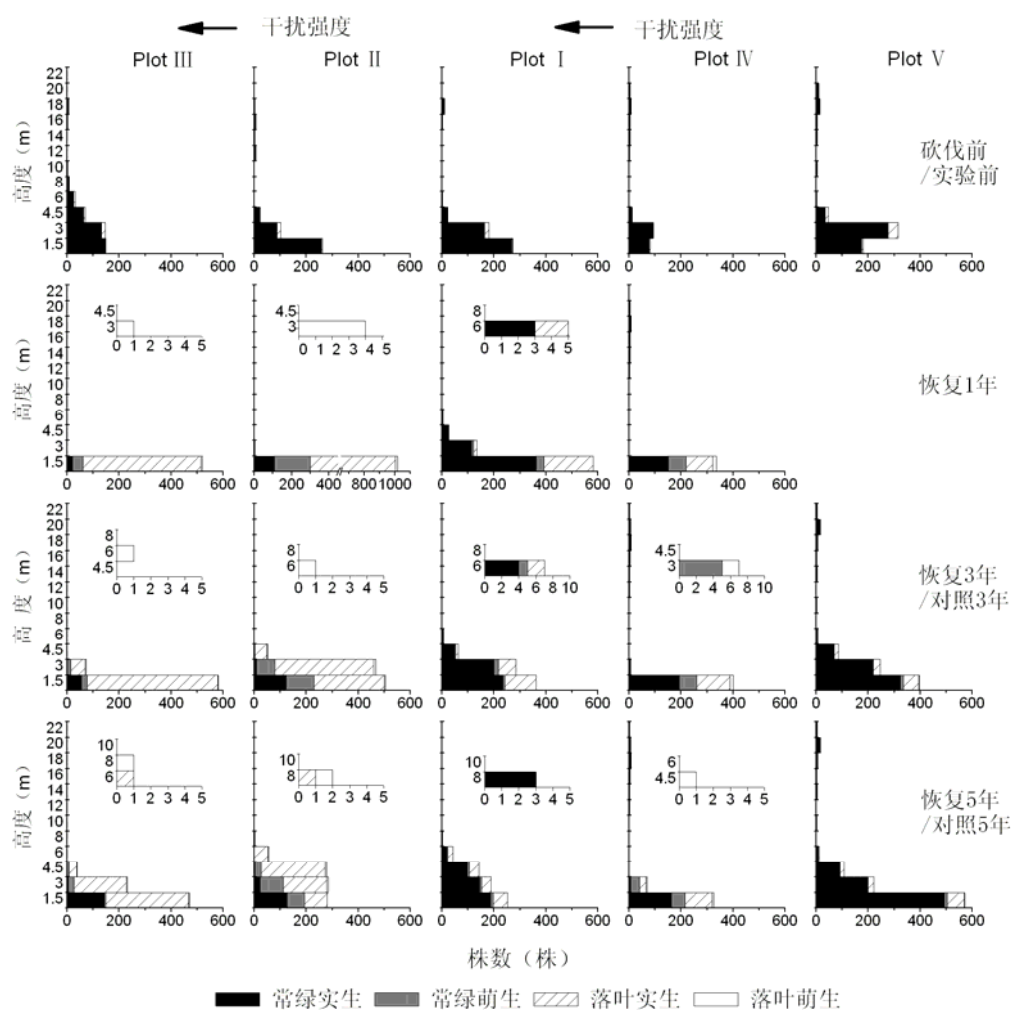


图 3-5 群落高度级

Fig. 3-5 Height class distribution of community

2.1.5 主要木本植物繁殖方式

各样地干扰前后木本植物果实以浆果、浆果状核果、核果、坚果以及蒴果为主。种子传播方式（表 3-2）主要为鸟类散布，壳斗科树种的种子均为重力散布类型。干扰后消失种以重力传播的坚果为主，而迁入树种以鸟类和风力散布为主。

木本植物具有 2 种更新方式，即通过种子进行有性繁殖和通过萌枝进行无性繁殖。在本研究中，除马尾松和白背叶为迁入物种，为实生植株外，其他各主要树种都具有实生和萌生植株（表 3-3）。常绿树种萌生植株的数量和比例远大于落叶树种，其中赤皮青冈和杨梅主要通过萌枝进行更新，落叶树种主要通过种子进

行繁殖。

图 3-2 主要木本植物种子散布方式

Fig. 3-2 The seed dispersal type of the main woody plants

种子散布方式	Plot III		Plot II		Plot I		Plot IV	
	砍伐	恢复	砍伐	恢复	砍伐	恢复	砍伐	恢复
	前	5 年	前	5 年	前	5 年	前	5 年
风力	9	9	7	11	5	8	7	8
鸟类	24	29	20	26	26	38	21	31
重力	11	9	12	11	11	9	13	12
合计	44	47	39	48	42	55	41	51

表 3-3 (1) 主要树种的萌生植株比例 (新萌生植株数/新实生植株)

Table 3-3 (1) Rate of new resprouting individuals of main species (numbers of new resprouting individuals/ numbers of new seeding individuals)

物种名	Plot III			Plot II		
	恢复 1 年	恢复 3 年	恢复 5 年	恢复 1 年	恢复 3 年	恢复 5 年
马尾松	0 (0/3)	0 (0/4)	0 (0/3)	-	-	-
杉木	-	-	-	50.00 (1/1)	50.00 (1/1)	50.00 (1/1)
山鸡椒	0.40 (1/246)	0.36 (1/276)	0.38 (1/264)	0 (0/458)	0 (0/458)	0 (0/396)
檫木	1.06 (1/93)	1.04 (1/95)	1.39 (1/71)	0 (0/101)	0 (0/87)	0 (0/42)
南酸枣	18.18 (2/9)	8.33 (1/11)	10.00 (1/9)	3.03 (1/32)	2.86 (1/34)	3.7 (1/26)
黄檀	7.14 (1/13)	5.88 (1/16)	4.55 (1/21)	-	-	-
枫香	100 (2/0)	66.67 (2/1)	33.33 (1/2)	-	0 (0/1)	0 (0/1)
拟赤杨	0 (0/9)	0 (0/61)	0 (0/94)	17.86 (5/23)	13.89 (5/31)	14.29 (4/24)
赛山梅	0 (0/12)	0 (0/14)	0 (0/11)	50.00 (7/7)	42.86 (6/8)	30.77 (4/9)
白背叶	0 (0/10)	0 (0/12)	0 (0/10)	0 (0/40)	0 (0/35)	0 (0/21)
大青	0 (0/38)	0 (0/55)	2.27 (1/43)	5.26 (1/18)	4.76 (1/20)	5.00 (1/19)
栲树	100 (3/0)	75.00 (3/1)	50.00 (2/2)	64.06 (41/23)	61.9 (39/24)	61.29 (38/24)
米槠	75.00 (9/3)	72.73 (8/3)	50.00 (7/7)	70.69 (82/34)	65.25 (77/41)	64.66 (75/41)
石栎	75.00 (3/1)	75.00 (3/1)	75.00 (3/1)	75.00 (15/5)	68.18 (15/7)	45.45 (15/18)
苦槠	80.00 (4/1)	100 (3/0)	60.00 (3/2)	71.43 (5/2)	71.43 (5/2)	55.56 (5/4)
青栲	40.00 (2/3)	18.18 (2/9)	7.14 (2/26)	71.43 (15/6)	62.5 (15/9)	58.33 (14/10)
青冈	100 (2/0)	100 (2/0)	100 (2/0)	60.00 (3/2)	60.00 (3/2)	50.00 (3/3)
赤皮青冈	-	-	-	100 (1/0)	100 (1/0)	100 (1/0)
木荷	100.00 (9/0)	22.73 (5/17)	4.65 (4/82)	100 (17/0)	66.67 (14/7)	52.38 (11/10)
香樟	18.18 (2/9)	9.52 (2/19)	8.00 (2/23)	13.16 (5/33)	13.51 (5/33)	15.15 (5/28)
红楠	100 (1/0)	100 (1/0)	100 (1/0)	28.57 (2/5)	28.57 (2/5)	22.22 (2/7)
黄丹木姜子	-	-	-	-	100 (0/1)	100 (1/0)
杨梅	100 (5/0)	100 (7/0)	100 (7/0)	100 (4/0)	100 (4/0)	100 (4/0)

注：萌生植株比例为干扰后新生萌生植株与新生植株总数的百分比。括号中数值为每个样地中新生萌生植株数/新生实生植株数

表 3-3 (2) 主要树种的萌生植株比例 (新萌生植株数/新实生植株)

Table 3-3 (2) Rate of new resprouting individuals of main species (numbers of new resprouting individuals/ numbers of new seeding individuals)

物种名	Plot I			Plot IV		
	恢复 1 年	恢复 3 年	恢复 5 年	恢复 1 年	恢复 3 年	恢复 5 年
马尾松	-	-	-	-	-	-
杉木	0 (0/1)	0 (0/2)	0 (0/2)	100 (2/0)	75.00 (3/1)	75.00 (3/1)
山鸡椒	0 (0/91)	0 (0/84)	0 (0/55)	0 (0/9)	0 (0/16)	0 (0/11)
檫木	0 (0/28)	0 (0/26)	0 (0/12)	0 (0/26)	0 (0/22)	0 (0/16)
南酸枣	5.00 (1/19)	0 (0/19)	0 (0/16)	0 (0/4)	0 (0/7)	0 (0/7)
黄檀	-	-	-	25.00 (1/3)	8.33 (1/11)	8.33 (1/11)
枫香	-	0 (0/1)	0 (0/1)	16.67 (1/5)	0 (0/1)	0 (0/1)
拟赤杨	0 (0/13)	0 (0/16)	0 (0/11)	11.11 (1/8)	5.56 (1/17)	4.35 (1/22)
赛山梅	0 (0/4)	0 (0/3)	0 (0/5)	60 (6/4)	66.67 (6/3)	50.00 (5/5)
白背叶	0 (0/11)	0 (0/10)	0 (0/7)	0 (0/26)	0 (0/27)	0 (0/24)
大青	0 (0/6)	0 (0/11)	0 (0/15)	14.29 (1/6)	12.50 (1/7)	10.00 (1/9)
栲树	0 (0/2)	0 (0/2)	0 (0/2)	100.00 (2/0)	50.00 (2/2)	50.00 (2/2)
米槠	14.56 (15/88)	13.86 (14/87)	13.59 (14/89)	37.50 (12/20)	30.30 (10/23)	30.00 (9/21)
石栎	13.33 (2/13)	13.33 (2/13)	13.33 (2/13)	24.24 (24/75)	21.49 (26/95)	23.85 (26/83)
苦槠	0 (0/4)	0 (0/6)	0 (0/4)	62.50 (5/3)	45.45 (5/6)	35.71 (5/9)
青栲	0 (0/4)	0 (0/3)	0 (0/4)	50.00 (7/7)	33.33 (6/12)	37.5 (6/10)
青冈	-	-	-	50.00 (1/1)	50.00 (1/1)	66.67 (2/1)
赤皮青冈	-	-	-	100 (1/0)	100 (1/0)	100 (1/0)
木荷	91.67 (11/1)	62.50 (5/3)	30.00 (3/7)	100.00 (3/0)	75.00 (3/1)	50.00 (2/2)
香樟	0 (0/7)	0 (0/5)	0 (0/4)	2.70 (1/36)	2.70 (1/36)	4.35 (1/22)
红楠	-	0 (0/4)	0 (0/3)	0 (0/4)	0 (0/7)	0 (0/6)
黄丹木姜子	0 (0/3)	0 (0/3)	0 (0/3)	0 (0/5)	0 (0/9)	0 (0/11)
杨梅	-	-	-	100 (9/0)	100 (9/0)	100 (7/0)

注：萌生植株比例为干扰后新生萌生植株与新生植株总数的百分比。括号中数值为每个样地中新生萌生植株数/新生实生植株数

萌生是木本植物一种重要的更新方式，在群落恢复初期，尤其是在更新层被破坏的样地 II、III、IV 中，萌生植株在所有植株中占据较大的比例，而其中又以干扰程度最大的样地 III 中比例最大。随着恢复的进程，实生苗植株增加，或某些萌生植株的死亡，导致萌生植株比例逐渐下降，这在青栲和木荷上表现极为显著（表 3-3 (2)）。例如样地 III 中至恢复 3-5 年，青栲和木荷实生苗大幅度增加，并且木荷萌生植株部分死亡，导致青栲和木荷的萌生植株比例由恢复 1 年的 40% 和 88.89% 分别下降至恢复 5 年的 7.14% 和 4.65%。

2.2 生境因子动态

2.2.1 光照强度

由恢复初期各样地光照强度变化可以看出（表 3-4），干扰导致样地中各层次的光照条件都较对照大为改善。且因干扰程度的增加，光照强度越大。样地 I -III 中，林冠上层光照条件充足，但样地 I 由于原有灌木层的保留，植被恢复快，郁闭度高，林下光照条件较差。样地 IV 虽然保留了乔木层，但由于灌木层的去除，林下光照通透性好。随着恢复的进程，各干扰样地中光照强度逐渐减弱。

表 3-4 日平均光照强度 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)

Table 3-4 Mean daily photosynthetic photon flux density (PPFD, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)

层次	时间	样地				
		III	II	I	IV	V
0.3m	恢复 1 年/ 对照 1 年	165.17	123.80	64.87	41.90	13.13
	恢复 3 年/ 对照 3 年	220.40	27.43	26.00	59.93	6.80
	恢复 5 年/ 对照 5 年	80.66	20.63	5.50	35.13	6.50
1.5m	恢复 1 年/ 对照 1 年	712.17	234.43	112.70	98.47	15.37
	恢复 3 年/ 对照 3 年	697.58	60.73	49.38	106.40	13.63
	恢复 5 年/ 对照 5 年	228.50	32.10	9.37	60.29	12.13
8.0m	恢复 1 年/ 对照 1 年	-	-	-	194.83	37.33
	恢复 3 年/ 对照 3 年	-	-	-	136.63	56.37
	恢复 5 年/ 对照 5 年	-	-	-	84.17	65.50

注：数据来源于每年 10 月监测数据；恢复初期样地 I -III 中 8.0m 为全光照。

2.2.2 空气、土壤温湿度

由恢复初期各样地空气温度变化可以看出（表 3-5），干扰后的 1 年，样地各层次的空气温度日较差以及平均值都高于对照，且干扰程度越大，空气温度日较

差和平均值越高。随着时间的推移，至恢复 5 年，各干扰样地与对照之间的差别逐渐减小，但样地Ⅲ中 0.3m 和 1.5m 的气温日较差和平均值明显大于其他样地。

由于 20cm 土层温度数据不准确，故只采用恢复前 3 年各样地 5cm 土层温度进行研究。由恢复前 3 年各样地 5cm 土层土壤温度变化可知（表 3-6），干扰程度较大的样地 I -Ⅲ中土壤日较差和平均值较对照增加显著，随着恢复的进程，日较差逐渐减小。

由恢复 4 年各样地土壤平均含水量（表 3-7）可以看出，样地 I -Ⅲ表层土壤含水量明显低于具有乔木层的样地Ⅳ和对照。干扰程度越大，土壤水分含量越少，样地Ⅲ土壤较为干旱。

表 3-5 恢复初期空气温度日较差以及平均值变化（℃）

Table 3-5 The daily range dynamics and mean value of air temperature (°C)						
层次	时间	样地				
		Ⅲ	Ⅱ	I	Ⅳ	V
0.3m	恢复 1 年/ 对照 1 年	12.39 (17.34)		11.18 (17.49)	-	6.49 (16.30)
	恢复 3 年/ 对照 3 年	7.72 (18.98)		-	-	-
	恢复 5 年/ 对照 5 年	4.99 (19.18)	3.57 (19.01)	3.19 (18.97)	3.18 (17.82)	3.06 (18.95)
1.5m	恢复 1 年/ 对照 1 年	10.62 (17.46)		8.43 (17.56)	8.17 (17.40)	7.11 (16.41)
	恢复 3 年/ 对照 3 年	6.53 (18.31)	-	6.36 (17.99)	6.49 (18.06)	-
	恢复 5 年/ 对照 5 年	5.77 (18.86)	3.95 (18.80)	3.57 (18.80)	3.57 (18.47)	-
8m	恢复 1 年/ 对照 1 年	9.86 (17.36)			7.22 (17.61)	6.75 (17.10)
	恢复 3 年/ 对照 3 年	-			-	6.20 (18.14)
	恢复 5 年/ 对照 5 年	5.00 (19.18)			3.70 (19.00)	3.32 (19.20)

注：括号外为气温日较差，即每日最大值与最小值之差；括号内为气温平均值；“-”表示仪器故障而数据丢失；数据来源于每年 10 月监测数据

表 3-6 恢复 3 年间 5cm 土层温度日较差以及平均值变化 (°C)

Table 3-6 The daily range dynamics and mean value of soil temperature (°C)

时间	样地				
	III	II	I	IV	V
恢复 1 年/ 对照 1 年	8.05 (17.68)	5.14 (20.71)	3.73 (18.09)	1.90 (16.84)	0.86 (17.51)
恢复 2 年/ 对照 2 年	2.31 (17.41)	-	2.72 (18.11)	-	0.72 (12.56)
恢复 3 年/ 对照 3 年	1.75 (17.1)	-	1.28 (18.08)	-	-

注：括号外为土壤温度日较差，即每日最大值与最小值之差；括号内为土壤温度平均值；“-”表示仪器故障而数据丢失；数据来源于恢复前 3 年，每年 10 月监测数据；恢复 3 年后土壤监测仪器因湿度过大，腐蚀而损坏

表 3-7 土壤含水量($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)Fig. 3-7 Volumetric soil moisture ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)

样地				
III	II	I	IV	V
0.13	0.15	0.16	0.24	0.22

2.2.3 土壤化学性质

由恢复 4 年时各样地土壤化学性质可以看出（表 3-8），样地 III 中土壤养分较为贫瘠，尤其是土壤有机质、氮素含量、速效磷以及阳离子交换量较低，其中土壤有机质含量为其他样地平均值的 73.8%，速效磷含量仅为其他样地平均值的 45.5%。样地 I 中土壤钾元素含量较低，仅为其他样地平均值的 65%。

表 3-8 土壤化学性质

Table 3-8 Soil chemical characteristics

指标	样地				
	III	II	I	IV	V
pH	4.49±0.04	4.53±0.08	4.42±0.06	4.35±0.01	4.26±0.03
有机质 (%)	3.16±0.39	4.63±0.27	4.19±0.77	4.28±0.29	4.01±0.48
全氮 (%)	0.12±0.01	0.16±0.02	0.14±0.02	0.15±0.01	0.15±0.01
全磷 (%)	0.016±0.001	0.014±0.001	0.013±0.001	0.022±0.002	0.019±0.002
全钾 (%)	2.75±0.01	2.70±0.06	2.51±0.08	2.78±0.05	2.57±0.05
碱解氮 (mg/kg)	107.26±11.25	142.05±13.42	128.28±17.26	147.60±6.51	134.56±12.78
速效磷 (mg/kg)	2.11±0.62	4.04±0.36	3.95±0.87	5.40±1.46	5.11±1.06
速效钾 (mg/kg)	93.96±23.67	118.42±4.85	66.16±6.27	109.53±9.65	85.07±13.93
阳离子交换量 (Cmol/kg)	8.77±0.15	9.20±0.31	9.73±1.14	9.41±0.55	9.36±0.15

3 讨论

3.1 干扰对物种丰富度的影响

干扰对群落物种丰富度的影响体现在两个过程上,一是在物种对干扰产生响应之前,对群落的损伤通常会导致物种的丧失,生物多样性的减少(Noble & Dirzo 1997);二是对群落恢复过程中物种丰富度的影响。不同的干扰方式和程度对群落物种丰富度所产生的影响也不同。

在干扰严重的样地 II 和 III 中,干扰导致样地中所有植被的丧失,物种丰富度降至零。样地 IV 中由于林下植被的去除,导致物种丰富度大幅度的下降。而样地 I 由于灌木层的保留,物种丰富度未发生改变。

不同的干扰方式和程度对群落物种丰富度恢复的影响也是不同的。干扰程度较大使得恢复初期样地 II 和 III 的物种丰富度低于样地 I 和 IV,这与中度干扰假说相一致(Connell 1978)。并且干扰程度最大的样地 III,其物种丰富度的恢复速率最为缓慢,至恢复 4 年,其物种丰富度才恢复到砍伐前的水平。

通常认为中度干扰会导致竞争型物种和耐干扰型物种的共存,从而使得物种丰富度的增加(Connell 1978)。因此,可以推测,在干扰后的次生演替或恢复的中等时间跨度时,物种丰富度是最大的,因为此时群落中即包括演替前期物种也包括演替后期物种(Connell 1978)。这与经典演替理论中的观点不相同:物种丰富度会随着演替的进程而增加,并在顶级群落中达到最大值(Clements 1936)。Egler(1954)的初始植物区系组成说(initial floristic composition hypothesis)认为,演替早期阶段中不但存在先锋种,而且也存在演替系列群落种和顶级建群种,演替的过程就是演替早期种和晚期种不同生长速率以及生存能力作用的结果(宋永昌 2001)。虽然 Egler (1954)并没有明确说明物种丰富度,但从初始植物区系组成说可以清晰地推测:物种丰富度在演替早期应该是最大的,并随着演替的进行而下降(Collins *et al.* 1995)。Egler 并没有为他的观点提供实例(宋永昌 2001),但在很多对弃耕地(Baniya *et al.* 2009; Oosting 1942)、火烧迹地(Collins *et al.* 1995)、砍伐迹地(Zhu *et al.* 2007; Zhu *et al.* 2009)等干扰后群落的恢复研究中被证实。这是由于干扰后的次生演替发生在保留了部分原先群落繁殖体和土壤的条件下,从而使得演替前后期物种的共存(宋永昌 2001)。

本研究中,受损样地 I、II、IV 在恢复 1 年,样地 III 在恢复 5 年时,其物种丰富度即高于干扰前顶级群落,这证实了 Connell 的演替早期多样性高的假说以

及 Egler 的初始植物区系组成说。在我国受损常绿阔叶林恢复初期物种丰富度的研究结果也同样支持这两个假说(石胜友等 2002; 刘世忠等 1998; 杨梅 2004)。

3.2 物种繁殖策略对受损常绿阔叶林种类组成的影响

干扰后群落的物种组成取决于干扰的特征以及物种抗干扰和干扰后定殖、更新的能力(Turner & Dale 1990)。本研究中物种组成主要决定于干扰所导致的生境变化以及物种在干扰后迁入、定居、生长和更新的能力。其中,光照和土壤养分的改变是恢复速率的主要影响因子,而植物繁殖策略是群落恢复初期格局的形成主要原因。

土壤种子库是植被恢复的重要保证,但本研究中,干扰前土壤活力种子库中木本植物数量较少,以草本为主(宋垚斌等 未发表数据)。在天童地区,常绿阔叶林种子库种类和数量较少,一是由于群落中植物本身结实率较低,缺少种子来源,二是常绿阔叶林内的大多数种子为高淀粉含量的种子,不仅是动物很好的食物同时也极易腐烂(莫季平 1995)。

演替早期物种的种子一般较小,大部分靠风力或者鸟类传播,扩散范围广(Vázquez-Yanes & Orazco-Segovia 1993),且常具有休眠的特性,可以在土壤中存活很多年,一旦遇到冠层开放或者因土壤受到扰动将其带到土壤表面等生境适宜的时机,这些种子就可能大量发芽(李庆康和马克平 2002)。本研究中各样地恢复初期的迁入种和一过性种主要以演替早期喜阳落叶物种为主,由于光照条件的改善而大量侵入。然而随着恢复进展,光照强度的减弱,部分喜阳物种从样地中消失。

演替后期物种的种子一般较大,传播距离较近,且在土壤中只能存活较短的时间,有的种子脱落后没有休眠而直接发芽(李庆康和马克平 2002),这对不适生境下的幼苗存活带来了很大的风险。对常绿树种而言,萌枝是其重要的抵御干扰的繁殖方式。正因为如此,常绿树种是各样地中维持种的主要组成。然而,东南石栎、小叶青冈等由于缺少萌生能力,加上种源的缺乏(宋垚彬等 未发表数据),以及样地破坏后生境的丧失,光照、温度的增加,湿度的降低使得这些物种的繁殖更新受阻,从而在干扰后消失。这些消失的物种往往出现在较为成熟的常绿阔叶林中。正由于受损常绿阔叶林恢复初期消失种数量小,而维持种和迁入种数量多,先锋种和顶级物种共存,导致物种丰富度高于砍伐前顶级群落。

不同的干扰方式和程度对受损常绿阔叶林恢复初期植物群落物种组成具有

不同影响。

样地 I 由于只是乔木层的去除,物种丰富度未受到影响,但光照条件的改变为喜阳物种的生存提供了条件,使得土壤种子库中或者外来种源中的阳性物种得以生长,如白背叶、山鸡椒、杉木、五节芒等等。这些物种多分布于样地边缘等光照条件充足的区域。对于这些迁入喜阳物种是否能定殖则取决于种源,果实类型、种子大小、散布方式等。由于样地 I 中生境异质性较高,尤其是光照条件,因此其物种数量丰富。

对于植被全部清除的样地 II 和 III,以及林下植被清除的样地 IV 而言,植被的恢复受到原有物种更新以及迁入物种迁入的影响。其中原有物种更新能力和速率很大程度上决定了植被恢复的速率。萌枝是原有物种更新的一个重要途径,在实生苗难以建立和存活的残酷或不稳定环境中,萌枝具有存活的优势(杨永川 2005)。米槠、石栎、栲树、木荷、杨梅、连蕊茶、赛山梅等具有强大的萌枝能力,在干扰后,可以通过地下芽库产生萌枝并依靠地下营养对补偿干扰所造成的地上生物量的损失,从而在群落中得到更新并占据各自的生态位。而样地内光照条件的改善,使得阳性物种大量生长。

样地 II 和 III 在恢复 1 年时,常绿树种萌生植株在植被的恢复过程中起到了重要的作用,使得群落得以迅速恢复。样地 II 中充足的光照、完整的土壤种子库以及良好的土壤条件使得落叶树种大量生长。但样地 III 可能由于土壤表层的去除,土壤养分的缺乏以及机械损伤导致大部分小树桩萌生能力的丧失;并且由于土壤种子库受到破坏,实生苗主要依赖于外来种源的传播。但土壤养分的贫瘠对物种的定殖、生长又起到了很大的影响,限制了部分不耐贫瘠的先锋物种的生存,大多实生苗集中分布于凹陷区或树桩等微地形中。并且,只有样地 III 中出现少量本地演替先锋针叶树种——马尾松的实生苗。这可能是由于样地较为贫瘠,植被恢复较慢,为喜阳耐贫瘠的马尾松提供了生存条件。因此,样地 III 物种丰富度的恢复速率最为缓慢,至恢复 4 年,其物种丰富度才恢复到干扰前的水平。

样地 IV 虽然和样地 II 同样具有萌枝库和种子库,但外界环境的不同也导致植被恢复初期物种组成的差异。由于乔木层的存在,样地 IV 林下光照较弱,且红光和远红光比例低(Lee *et al.* 1996),空气温度较低,而湿度较高,使得样地中阳生型物种的数量以及优势度都较小,尤其在样地恢复 1 年时,但随着时间的推移,其在样地中生长良好,并逐渐占据一定的优势。而耐荫的蕨类等草本、常绿藤本以及树种在样地中占据优势,其中蕨类的恢复速率最快,狗脊和鳞毛蕨在林下植

被中占据重要地位。这是由于蕨类植物需要稀疏的乔木遮蔽强烈的直射阳光，又不能耐受浓密的树冠将它覆盖(张朝芳 1995)。灌木层的去除使得样地Ⅳ林下光照条件得到改善，为蕨类植物提供了适宜的生境，而其丰富的孢子、强大的地下器官以及快速生长使得蕨类得以迅速恢复。此外，木本植物恢复缓慢也使得蕨类植物的分布范围扩大。而蕨类的大面积分布使得地被层覆盖度较高，阻碍种子和凋落物进入地表，并且地被层、地被层枯死物以及森林凋落物的高覆盖度会大量减弱地表光照，阻碍土壤水分蒸发，使地表过湿，不利于种子的保存及幼苗存活，同时部分蕨类植物有可能分泌一些毒素抑制种子萌发，这都严重影响了木本植物的更新(张笃见和由文辉 1998; 张笃见等 1999)，样地中更新幼苗主要出现于草窗中。张笃见等(1999)研究发现，由于本地区冬季干燥、上层乔木优势种之一木荷换叶集中、林冠透光性较强，常绿阔叶林地被层以里白为绝对优势，从而影响乔木优势种的更新，这与国内其他亚热带湿性常绿阔叶林有很大不同。与样地Ⅰ类似，由于样地Ⅳ林下光照条件的不均一，导致高的物种丰富度。

随着时间的推移，植被逐渐得到恢复，群落高度、盖度的增加和结构的复杂化，群落调节小气候的能力逐步增强，群落内温度的波动幅度趋于减少，相对湿度趋向增加，土壤含水量也呈增加趋势(李兴东 1995)以及物种间的竞争，使得物种组成也发生改变。例如恢复1年时，由于光照的增加，里白在样地Ⅰ和Ⅳ中出现，然而，随着树冠盖度的增加使得其在恢复2年后消失。样地Ⅱ在恢复2年时出现了偏阴性藤本寒莓(杨徐烽 2008)，而盐肤木在恢复3-5年间消失。样地Ⅲ在恢复3-5年常绿树种实生苗大量出现。

3.3 受损常绿阔叶林恢复格局及多途径演替假说

由于干扰所导致光照和土壤养分的改变，使得各样地恢复起始条件的不同，从而呈现不同的恢复格局。根据恢复初期群落物种组成和群落结构，将不同受损常绿阔叶林划分为以下4种恢复类型。

择伐后的样地Ⅰ和Ⅳ进入群落自我更新的阶段(杨徐烽 2008)。由草本和灌木层聚类图可知，恢复出去样地Ⅰ和Ⅳ物种较为相似，植被主要以耐荫的草本以及常绿树种为主。然而，由于择伐方式的不同导致植被恢复速率和格局的不同。去除乔木层的样地Ⅰ类似于林窗的形成，光照的增加使得更新层个体得以迅速生长，此过程可以认为是干扰后的释压(宋坤 2007)。另外，保留的植被减缓了外界环境的改变，不至于光照较为强烈，从而保护了林下耐荫物种，并且为鸟类的

栖息提供场所, 利于鸟类传播种子的散布(Velazquez & Gomez-Sal 2008), 尤其是阳性物种的进入。杨徐烽(2008)将此样地的恢复类型划分为更新促进型。

样地Ⅳ, 由于乔木层的存在, 光照条件较差, 植被在恢复初期主要以草本、藤本为主, 草本层得到迅速恢复。然而, 较厚的草本层严重阻碍了下木层的更新。样地Ⅳ中木本植物主要为耐荫的常绿树种, 且生长缓慢, 至恢复 3 年其优势度才达到 50%多, 并仅有 7 株常绿以及落叶萌生植株高度超过 1.5m, 形成灌木层。此样地恢复类型被认为是更新抑制型(杨徐烽 2008)。

皆伐后的样地Ⅱ和Ⅲ进入次生演替阶段(杨徐烽 2008), 植被主要以喜阳的树种为主。然而, 由于干扰强度的不同, 导致植被恢复速率和格局的不同。去除植被的样地Ⅱ由于充足的光照, 丰富的土壤养分, 完整的种子库和萌枝库, 为植被初期恢复创造了十分有利的条件。恢复初期, 木本植物植株几乎达到其他样地密度的 2 倍。物种生长迅速, 形成明显连续的高度级结构。随着恢复的进程, 样地Ⅱ草本层中的木本植物逐渐进入灌木层, 草本以及藤本的优势逐渐增加, 至恢复 5 年, 样地Ⅱ草本层与样地Ⅰ和Ⅳ相类似。此样地恢复类型被认为是演替促进型(杨徐烽 2008)。

模拟皆伐后水土流失的样地Ⅲ, 由于种子库的破坏使得群落物种组成数量较少, 而土壤的贫瘠制约了树种的快速生长, 恢复速率明显落后于样地Ⅱ, 呈现出一个延后的现象, 此样地恢复类型被认为是演替迟滞型(杨徐烽 2008)。由此可见, 人为干扰会加深自然干扰对森林生态系统的影响。Restrepo 和 Alvarez (2006) 以及 Velazquez 和 Gomez-Sal(2008)分别对墨西哥、美国中部和尼加拉瓜滑坡对森林的影响研究中同样发现, 人为干扰会加重滑坡对森林影响, 使得森林生态系统的恢复变得缓慢。

在我国常绿阔叶林地区, 由于干扰方式、程度等的不同, 导致群落退化类型多样(宋永昌等 2007)。从本研究受损常绿阔叶林恢复初期 4 种不同恢复格局可以看出, 干扰状态下植被的恢复过程并非只是按照马尾松—马尾松木荷—木荷—马尾松—木荷—栲树—栲树木荷这一演替系列所进行。由于对长期人为干扰的适应, 大多常绿树种具有强大的萌枝能力, 因此, 在受损群落恢复初期即出现顶级树种, 使得次生演替无需经过马尾松阶段, 而直接进入以阔叶树种为优势的群落阶段。而干扰方式或生境条件的差异又会导致常绿和落叶阔叶组成结构的不同。这为本地区存在“多途径演替”假说提供了成因论方面的佐证。

4 小结

不同干扰下植物群落物种丰富度在恢复 5 年内均迅速增加，并高于干扰前顶级群落的数量。前期表现为破坏严重的样地中呈现指数增长，第 3 年达到高峰，并出现拐点。5 年后干扰轻的样地中物种数最高。

不同干扰样地内生活型组成改变显著。恢复 1 年以一年生、多年生草本为主，木本植物以落叶阔叶树种为主，而且随着干扰程度的增加而增加。随着恢复进展，群落分层逐渐形成，落叶树种优势度下降，常绿树种增加。至恢复 5 年，清除了植被，甚至去除了表土的样地上落叶阔叶树——南酸枣和檫木已高达 6.5-7m。

根据各物种在干扰样地恢复过程中出现、消失和存在的情况，把各物种分为四个种组：维持种，消失种，迁入种和一过性物种。由于消失种少，而以具有强萌枝能力的常绿阔叶林顶级树种为主的维持种和以喜阳落叶物种为主的迁入种的存在，使得演替后期物种与演替前期物种共存，受损常绿阔叶林恢复初期物种丰富度高于干扰前的顶级群落，这符合 Connell 的演替早期多样性高的假说以及 Egler 的初始植物区系组成说。

根据恢复初期群落物种组成和群落结构，将不同受损常绿阔叶林划分为 4 种恢复类型：更新促进型，更新抑制型，演替促进型，演替迟滞型。这为本地区存在“多途径演替”假说提供了成因论方面的佐证。其中光照和土壤是限制恢复速率的主要环境因子。

然而，受损常绿阔叶林恢复格局的形成原因和维持机制是什么？外界环境是如何影响植物从而对恢复格局产生作用的？以下三章，将从种群特征、叶性状以及构型三个层次，对受损常绿阔叶林恢复初期两大种组维持种和迁入种中的主要树种对干扰的生态适应进行分析研究，以期揭示受损常绿阔叶林恢复机制。

第四章 受损常绿阔叶林恢复初期主要树种的种群结构及空间格局动态

种群是物种在自然界中存在的基本单位，又是生物群落的基本组成单位。群落演替的核心是种群的更替，自然恢复过程中各物种、尤其是优势种的种群特征研究极为重要（朱守谦等 2002）。干扰后植物种群动态取决于干扰的特性，原有种群特征，物种生态学特性等。种群结构不仅对群落结构有直接影响，而且能客观地体现群落的发展趋势(达良俊等 2004)。对群落优势种群结构及其更新机制的研究对阐明种群生态特性、更新对策乃至群落的形成和维持机制以及演替规律等都具有重要意义(金泽新 1997; 苏志尧 2000)。另外，植物个体分布格局的改变可以反映植物对干扰以及生境条件变化的适应(Sagar *et al.* 2003)。因此，本研究旨在通过对恢复初期主要树种种群结构及空间格局动态的研究，对其形成和维持机制进行探讨，并对群落的短期发展进行预测。

1. 研究方法

1.1 研究对象

以恢复初期干扰样地迁入种和维持种的主要树种为研究对象，分析各样地更新层中其种群结构在恢复初期的动态变化。迁入种主要树种为落叶的山鸡椒、檫木、南酸枣，在干扰样地恢复初期占据较大优势；维持种主要树种为常绿的石栎、米槠、木荷、栲树；为体现种组以及生活型的区别，以下将迁入种和维持种称为落叶迁入种和常绿维持种。其中，山鸡椒、檫木和南酸枣为演替前期主要的落叶先锋树种；木荷广泛分布于各演替阶段，除了在演替早期和后期，在各演替阶段均可成为优势物种之一；石栎分布于各演替阶段，是演替中后期常见伴生种；米槠和栲树是本地区植被演替顶级种(宋坤等 2008)。

1.2 数据分析方法

选用方差均值法分析各优势种群的分布格局，即 s^2/m (李博 2000)。式中：

$$s^2 = \frac{\sum (fx)^2 - [(\sum fx)^2 / n]}{N - 1}, \quad m = \sum fx / N$$

其中：x 为样方中某种个体数，f 为含 x 个体样方的出现频率，N 为样本总数。

该比值的含义是,如果 $s^2/m = 1$,则个体分布符合 Poisson 分布,是随机分布;如果 $s^2/m > 1$,则个体分布趋向于聚集分布;若 $s^2/m < 1$,则趋向于均匀分布,该值的显著性可用 t 检验。

本研究中以样地中 5×5 的小样格为一个样方计算优势种群水平空间分布特征。

2. 结果与分析

2.1 种群结构变化

由表 4-1 可以看出,总体上各干扰样地主要树种种群数量在干扰后到恢复 1 年这期间变化最大,尤其是落叶迁入种,其种群数量大幅度的增加,远远大于干扰前以及对照样地。其中样地 II 中各落叶迁入种的数量最大,山鸡椒数量在恢复 1 年时达到最大,为 458 株,是样地 III 的 1.85 倍;样地 III 中山鸡椒和檫木的数量仅次于样地 II,但南酸枣的数量小于样地 I,位居第三;样地 IV 中数量最少。但随着恢复的进程,落叶迁入种新生植株数量减少,而死亡量逐渐增加,种群数量呈现下降趋势。样地 II 中山鸡椒在恢复 2 年,新生与死亡植株数量相等,至恢复 3 年到 5 年间,新生植株数量远远小于死亡植株数量,种群逐渐减小。样地 III 中山鸡椒数量在恢复 3 年时达到最大值,随后,死亡植株数量略微增加,为 39 株,而新生植株数量减少为 27 株,种群数量呈现小幅度下降。样地 I 中落叶迁入种群数量随恢复进行的减少最为显著,恢复 5 年山鸡椒、檫木、南酸枣的数量分别为恢复 1 年的 60.4%、42.9%和 80%。对照样地中山鸡椒和南酸枣数量无变化。

由种群高度级频率分布图可知(图 4-1 – 4-3),落叶迁入树种在恢复 1 年时具有大量的幼苗,随着群落恢复的进程,植株主要集中于中等到较大高度级处,占据群落垂直结构的中上层,但其小高度级的植株以及幼苗数量逐渐减小。样地 III 中落叶迁入种幼苗数量大于其他样地。在这 3 个迁入种中,总体上山鸡椒的高度大于其他两者,但样地 III 中的萌生檫木高达 7 米,占据所有样地更新层的最高层。各落叶迁入种在样地 II 中的植株高度大于其他样地,样地 IV 中高度最小。

表 4-1 (1) 主要树种种群数量动态 (/样地)

Table 4-1 (1) Number of individuals per plot of main dominant species

		干扰前/ 实验前	干扰后	恢复 1 年		恢复/ 对照 3 年	恢复/ 对照 5 年	
			新生 死亡	新生 死亡	新生 死亡	新生 死亡		
山 鸡 椒	III	1		247		277		265
			247		61 31		27 39	
	II			458		458		396
			458		25 25		2 64	
	I			91		84		55
			91		13 20		2 31	
	IV			9		16		11
			9		7		6	
	V	1				1		1
檫 木	III			94		96		72
			94		18 16		2 26	
	II			101		87		42
			101		2 16		45	
	I			28		26		12
			28		2 4		14	
	IV			26		22		16
			26		4 8		1 7	
南 酸 枣	III	3		11		12		10
			11		2 1		2	
	II			33		35		27
			33		6 4		8	
	I			20		19		16
			20		2 3		3	
	IV			4		7		7
			4		2		1 1	
	V	1				1		1

表 4-1 (2) 主要树种种群数量动态 (/样地)

Table 4-1 (2) Number of individuals per plot of main dominant species

		干扰前/ 实验前	干扰后	恢复 1 年		恢复/ 对照 3 年		恢复/ 对照 5 年		
				新生	死亡	新生	死亡	新生	死亡	
木荷	III	12				9		22		86
				9			14	4	62	2
	II	3				17		21		21
				17			8	4	6	6
	I	9	9			17		12		15
				10	2		2	7	5	2
IV	1					3		4		4
				3			1		1	
V	3							20		13
						18	1		2	9
石栎	III	23				4		4		4
				4						
	II	19				20		22		33
				20			3	1	13	2
	I	17	17			31		33		31
				15	1		2		4	6
IV	21					99		121		109
				99			50	28	19	31
V	24							98		218
						79	5		153	33
米槠	III	136				12		11		14
				12				1	4	1
	II	152				116		118		116
				116			12	10	10	12
	I	259	259			324		293		254
				99	34		21	52	28	67
IV	33					32		33		30
				9			8	7	4	8
V	87							118		156
						43	12		53	15
栲树	III	41				3		4		4
				3			1		1	1
	II	84				64		63		62
				64			2	3	3	4
	I	11	11			12		11		10
				2	1			1		1
IV	10					2		4		4
				2			2			
V	36							52		53
						18	2		6	5

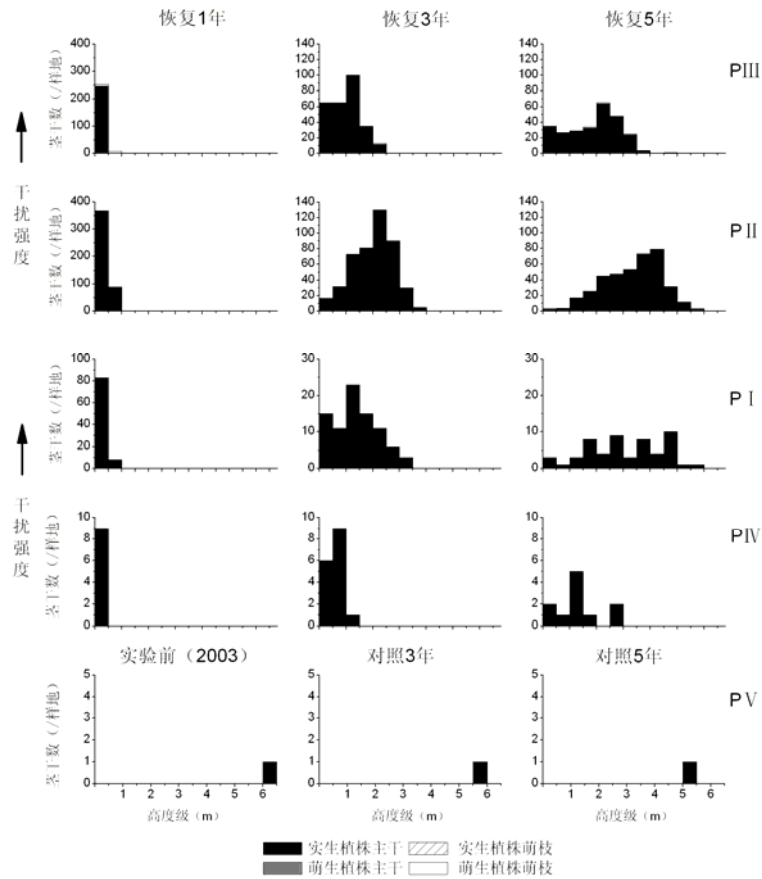


图 4-1 山鸡椒高度级频度分布
Fig.4-1 The height class distribution of *Litsea cubeba*

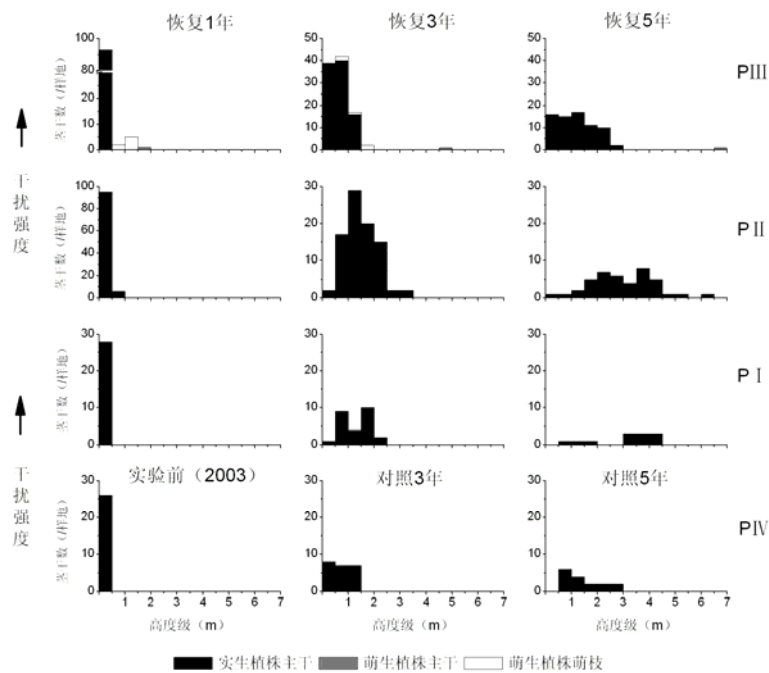


图 4-2 樟木高度级频度分布
Fig.4-2 The height class distribution of *Sassafras tzumu*

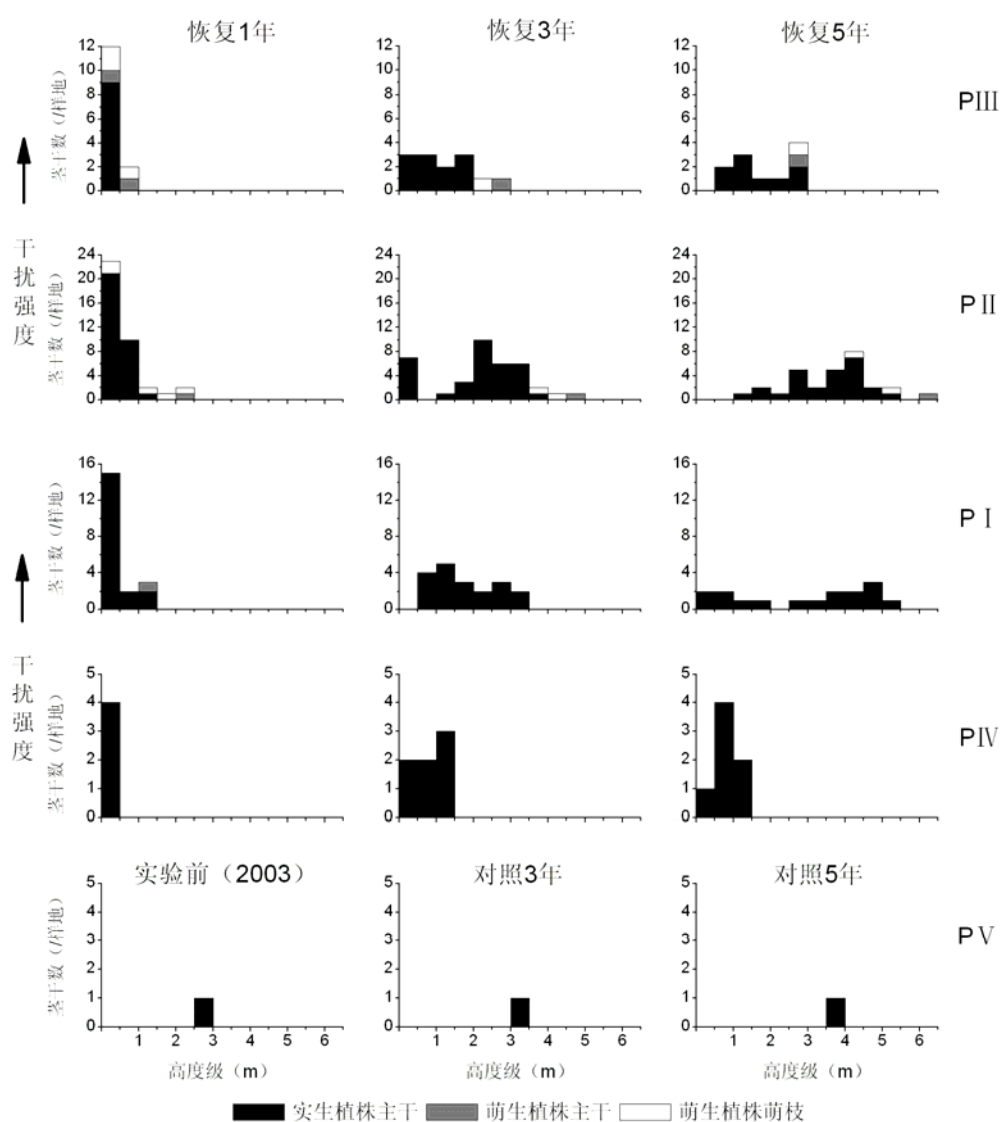


图 4-3 南酸枣高度级频率分布

Fig.4-3 The height class distribution of *Choerospondias axillaris*

常绿维持种群数量在恢复初期变化较落叶迁入种小，大部分种群数量波动在干扰后到恢复 1 年中达到最大，后数量呈稳定上升的趋势。恢复 1 年时，样地 II 中除石栎外，其他 3 个常绿维持种新生植株数量远大于其他样地，尤其是栲树的数量达到 62 株，而其他样地中仅为 2-3 株。样地 I、II、III 中米槠新生植株数量大于其他 3 个常绿维持种，样地 IV 中石栎新生植株数最大，为 99 株。随着时间的推移，大部分种群新生植株数量减少，整体种群数量保持稳定或呈现缓慢上升趋势，小部分种群数量发生小范围的波动。但样地 III 的木荷在恢复 3 年至 5

年新生植株数量急剧增加，达到 62 株，种群数量大幅度上升，为所有样地中的最大值。对照样地中石栎、米槎、栲树的数量也呈现上升趋势，尤其是石栎，在对照 3 至 5 年间新生植株数量增加显著。

常绿维持种在恢复 1 年所具有的实生幼苗数少于落叶迁入种，但具有大量的萌生植株以及萌枝（图 4-4 —4-7）。随着时间的推移，实生幼苗逐渐增加，萌枝数量减少，大部分植株集中于小高度级处，个体数沿高度级的增加而减少。这 4 个常绿维持种实生植株也具有萌生能力，其中木荷实生植株的萌生能力较小，但伐桩的萌生能力强，且生长迅速，占据群落的较高层。样地 II、III、IV 中，常绿萌生植株高度大于实生植株，样地 I 中主要以原保留植株占据群落上层，部分米槎、石栎、木荷萌生植株在恢复 5 年时高度大于 4 米，米槎萌生植株最高达 5.8m，略低于保留植株最大高度 6.6m；样地 III 和 II 中米槎萌生植株最大分别为 4.1 和 4m。木荷萌生植株在样地 I 和 II 达到最大值 4.5m；样地 II 中石栎萌生植株高达 4.4m，样地 III 中为 3.8m 列居第二；样地 III 中萌生栲树达最大高度 3.9m，样地 II 中为 3.2m，样地 I 中无栲树萌生植株。样地 IV 中常绿维持种植株高度最小。

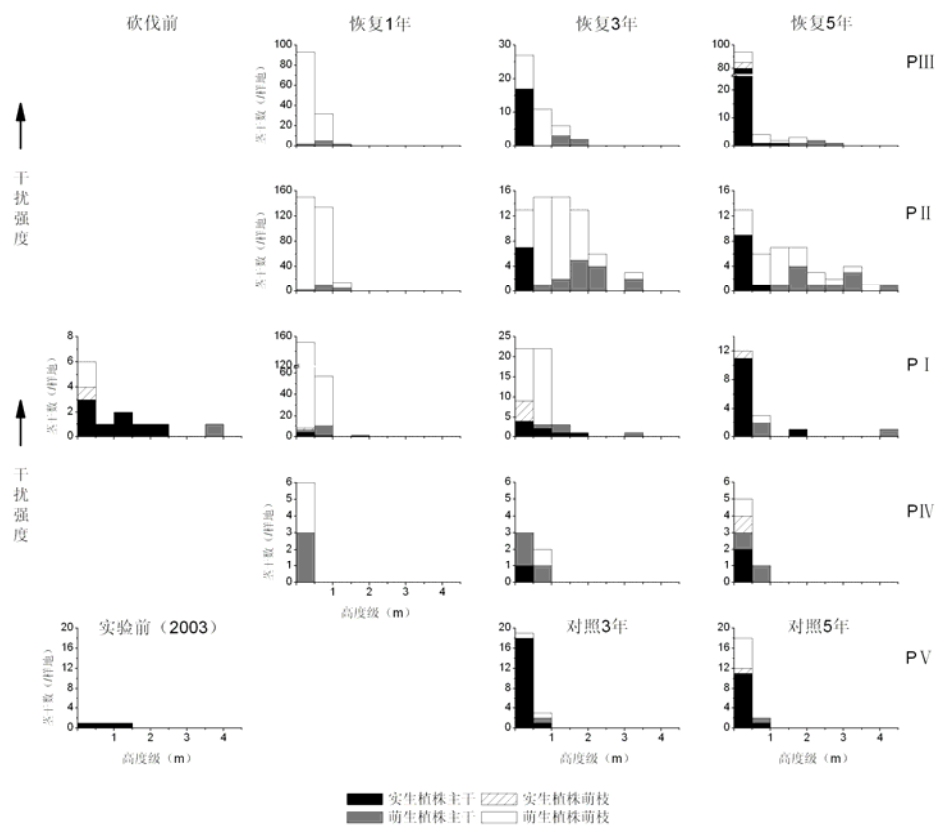


图 4-4 木荷高度级频率分布

Fig.4-4 The height class distribution of *Schima superba*

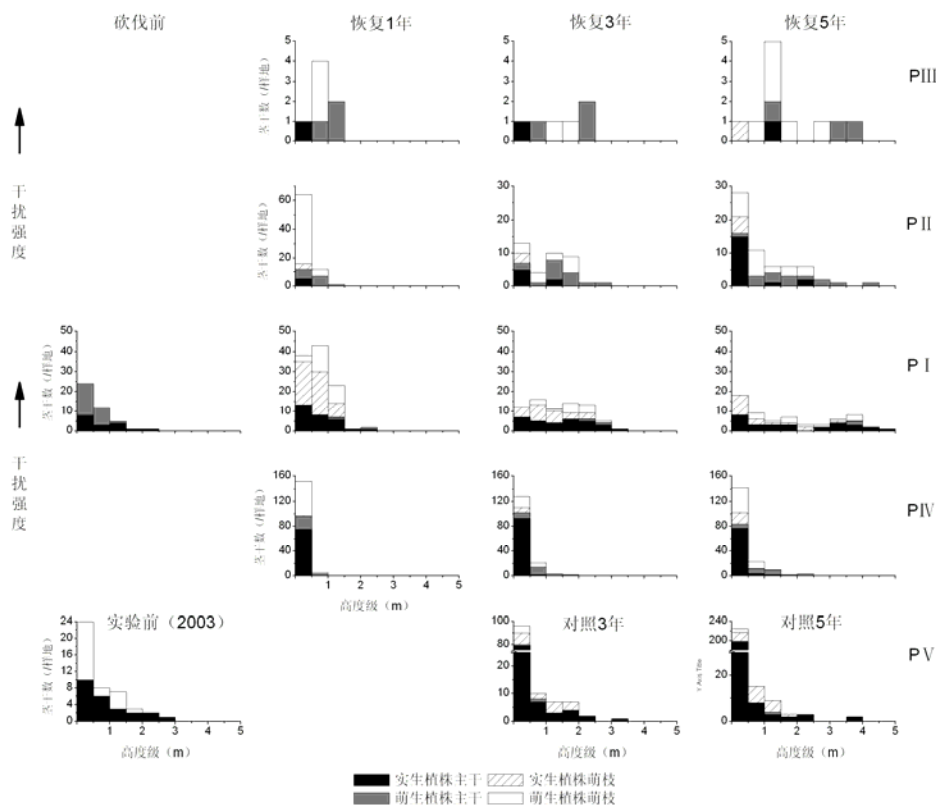


图 4-5 石栎高度级频率分布

Fig.4-5 The height class distribution of *Lithocarpus glaber*

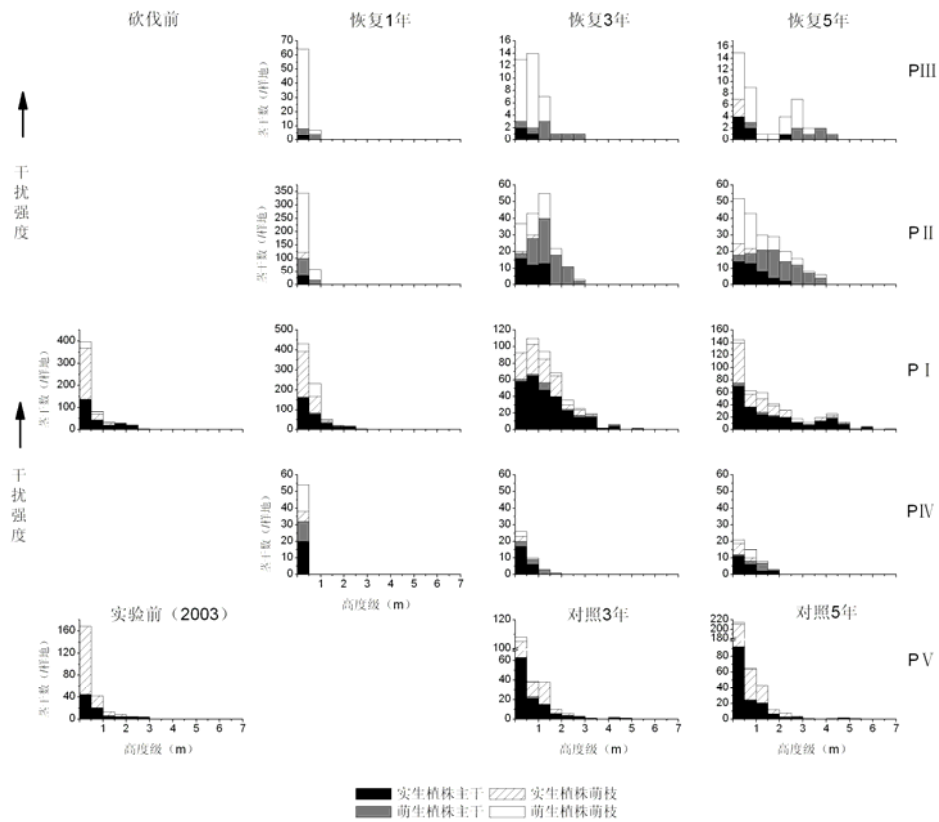


图 4-6 米槎高度级频率分布

Fig.4-6 The height class distribution of *Castanopsis carles*

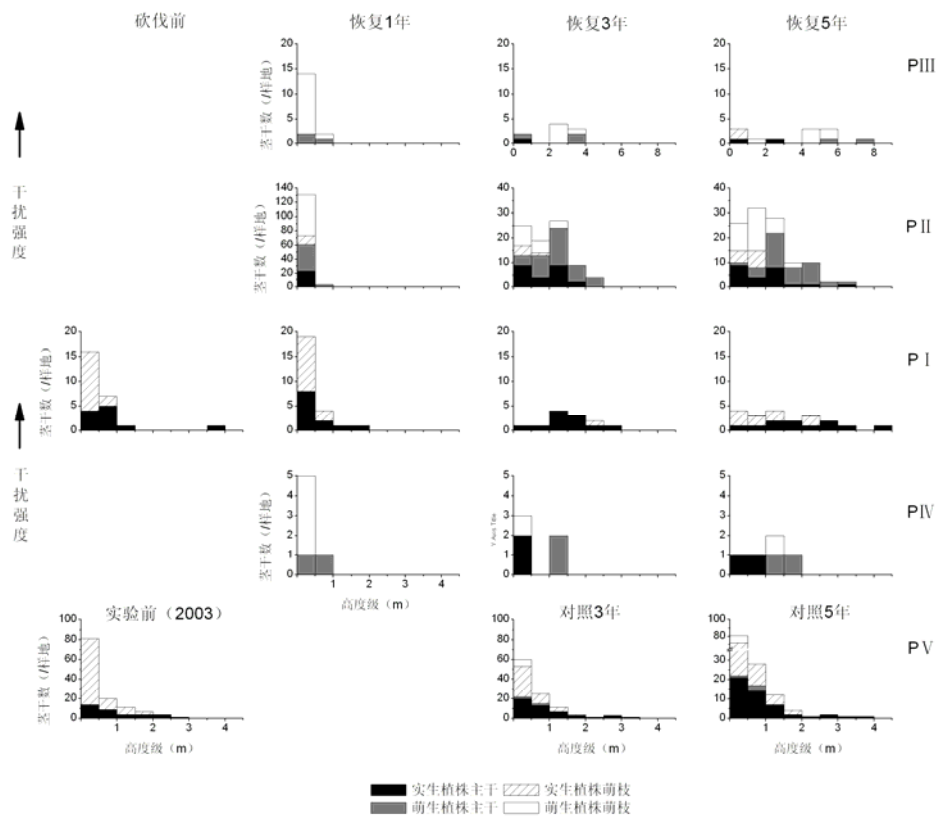


图 4-7 栲树高度级频率分布

Fig.4-7 The height class distribution of *Castanopsis fargesii*

2.2 种群空间分布动态

表 4-2 主要树种更新层个体空间分布格局

Table 4-2 The patterns of spatial distribution for the main dominant species in understory

物种	样地	干扰前/ 实验前	恢复 1 年/ 对照 1 年	恢复 3 年/ 对照 3 年	恢复 5 年/ 对照 5 年
山 鸡 椒	III		15.39 ^{**}	11.63 ^{**}	8.86 ^{**}
	II		3.59 ^{**}	3.64 ^{**}	2.23 [*]
	I		9.84 ^{**}	4.76 ^{**}	7.23 ^{**}
	IV		4.43 ^{**}	8.57 ^{**}	3.10 ^{**}
	V	--		--	--
檫 木	III		5.78 ^{**}	8.12 ^{**}	1.46
	II		11.52 ^{**}	17.09 ^{**}	2.27 [*]
	I		6.98 ^{**}	3.93 ^{**}	5.90 ^{**}
	IV		3.85 ^{**}	2.78 [*]	2.71 [*]
南 酸 枣	III	1.48	4.35 ^{**}	3.05 ^{**}	2.91 ^{**}
	II		3.56 ^{**}	7.44 ^{**}	4.14 ^{**}
	I		2.63 [*]	4.80 ^{**}	2.71 [*]
	IV		1.71	3.08 ^{**}	3.08 ^{**}
	V	--		--	--
木 荷	III	3.62 ^{**}	2.40 [*]	3.30 ^{**}	21.47 ^{**}
	II	1.48	4.23 ^{**}	5.11 ^{**}	3.04 ^{**}
	I	5.44 ^{**}	3.82 ^{**}	5.14 ^{**}	4.64 ^{**}
	IV	1.00	1.48	4.00 ^{**}	1.71
	V	3.00 ^{**}		4.43 ^{**}	4.14 ^{**}
石 栎	III	4.02 ^{**}	4.00 ^{**}	4.00 ^{**}	4.00 ^{**}
	II	3.60 ^{**}	2.06	2.47 [*]	4.60 ^{**}
	I	4.32 ^{**}	4.90 ^{**}	5.57 ^{**}	3.23 ^{**}
	IV	6.41 ^{**}	7.76 ^{**}	6.66 ^{**}	5.20 ^{**}
	V	5.07 ^{**}		7.12 ^{**}	6.20 ^{**}
米 楮	III	3.45 ^{**}	2.86 ^{**}	2.69 [*]	4.69 ^{**}
	II	6.35 ^{**}	6.27 ^{**}	6.15 ^{**}	6.52 ^{**}
	I	10.91 ^{**}	10.72 ^{**}	8.28 ^{**}	13.96 ^{**}
	IV	7.93 ^{**}	3.64 ^{**}	2.87 ^{**}	9.96 ^{**}
	V	11.62 ^{**}		7.81 ^{**}	7.71 ^{**}
栲 树	III	9.56 ^{**}	3.00 ^{**}	1.71	4.00 ^{**}
	II	4.82 ^{**}	5.89 ^{**}	6.00 ^{**}	5.52 ^{**}
	I	3.10 ^{**}	3.05 ^{**}	2.69 [*]	2.69 [*]
	IV	2.46 ^{**}	2.00	1.71	1.71
	V	6.43 ^{**}		18.15 ^{**}	10.66 ^{**}

注：表中数值为 s^2/m ；**表示 t 检验为极显著水平；*表示 t 检验为显著水平

由表 4-2 可知, 各主要树种种群均为集群分布。总体上落叶迁入种群空间集群性大于常绿维持种。在恢复 1 年, 山鸡椒和檫木的集群程度大于南酸枣, 随着恢复的进程, 3 者之间的差别减小。山鸡椒和檫木在样地 II-IV 中集群分布的程度随恢复的进程而呈现减小的趋势, 但在样地 I 中集群分布的程度至恢复 3 年减小, 至恢复 5 年时反而增加。南酸枣种群集群程度随恢复进展整体呈现为小范围波动趋势, 且在各样地间集群程度差别不大。山鸡椒以样地 III 中集群程度最大, 样地 II 集群程度最小; 檫木在恢复 1-3 年以样地 II 的集群程度最大, 样地 IV 集群程度最小, 至恢复 5 年, 样地 I 中集群程度最大, 样地 III 中集群程度最小。

常绿维持种干扰后恢复 1 年与干扰前种群空间分布格局相接近。干扰样地常绿维持种除样地 I 的米楮、样地 III 恢复 5 年时的木荷以及样地 IV 恢复 5 年时的米楮外, 其余种群空间集群程度差别较小。大部分常绿维持种群空间分布格局在较小范围内呈现一定的波动性, 但样地 III 中木荷随时间而集群程度增加。对照样地中米楮集群程度下降, 栲树增加, 木荷和石栎呈波动上升趋势。

2.3 生长轨迹

从主要树种恢复初期平均高生长轨迹可以看出 (图 4-8), 落叶迁入种高生长快于常绿维持种, 萌生植株生长快于实生植株。其中各落叶迁入种实生植株生长速率差异较小, 山鸡椒、檫木和南酸枣在各干扰样地中平均高生长速率分别为 0.6 m/a, 0.54 m/a 和 0.58 m/a。但萌生植株差异较大, 如样地 III 中檫木萌生植株生长速率为 1.4m/a, 远高于南酸枣和山鸡椒的 0.6m/a。山鸡椒实生和萌生植株高生长速率差异不大。常绿维持种中, 实生植株生长速率以米楮最高, 各干扰样地平均为 0.29m/a; 其次为栲树 0.27m/a; 为木荷最低, 平均为 0.07m/a; 石栎中等, 为 0.22m/a。而各常绿树种萌生植株生长速率以米楮和木荷较高, 分别为 0.55 和 0.54m/a; 其次为石栎, 为 0.51 m/a; 栲树较低, 为 0.47 m/a。

各干扰样地由于光照、土壤条件的影响, 各树种生长速率也发生变化。样地 II 中各主要树种实生植株高生长最大, 平均生长速率为 0.48 m/a。样地 I 各主要树种高生长在整体上略低于样地 II, 平均生长速率为 0.44 m/a。样地 IV 中各主要树种高生长最小, 平均生长速率为 0.41 m/a。样地 III 中较低, 平均生长速率为 0.32 m/a; 并且落叶迁入种和常绿维持种生长速率差异最小, 尤其米楮和栲树常绿萌生植株高生长速率高于落叶实生植株。

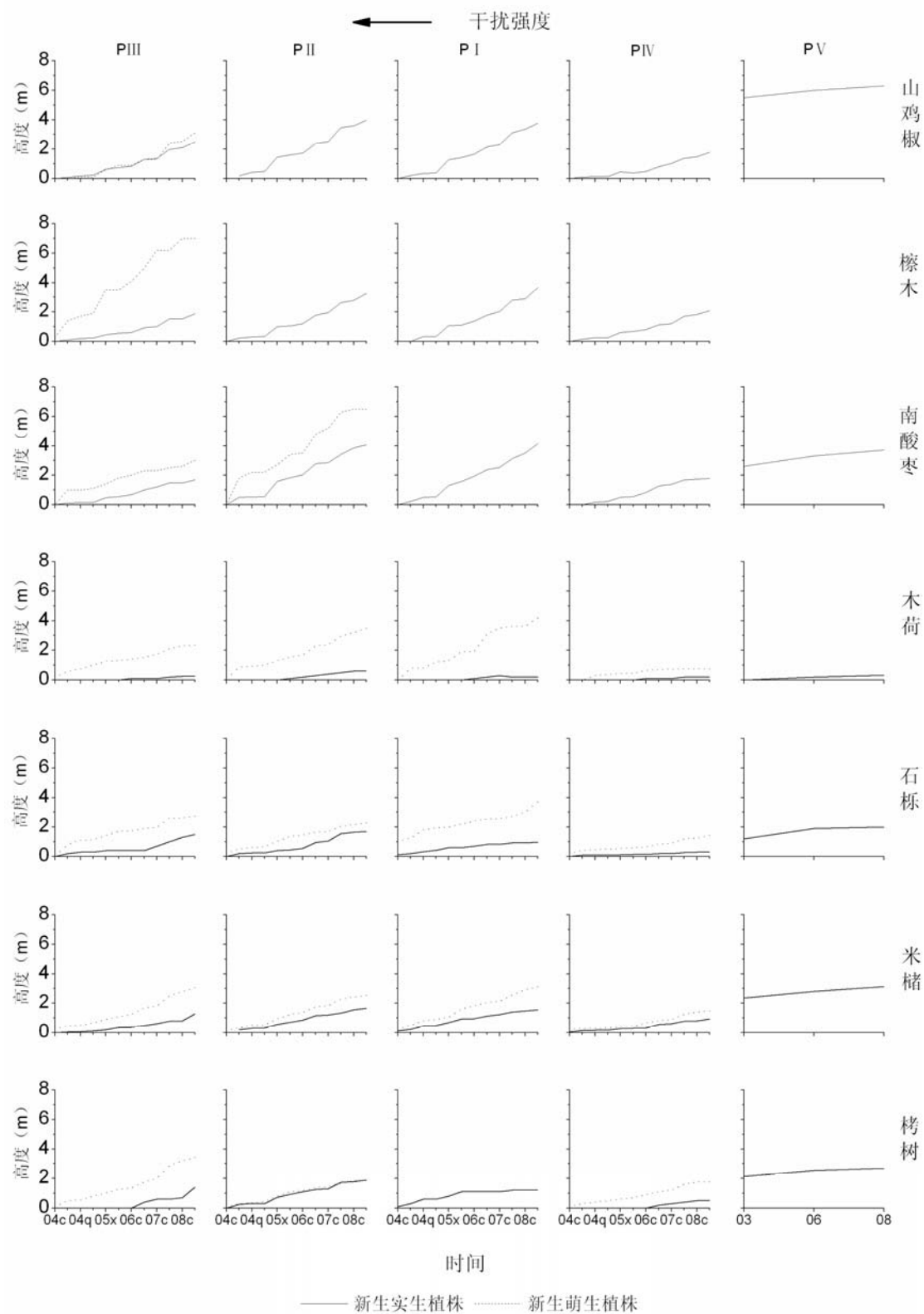


图 4-8 主要树种平均高生长轨迹

Fig.4-8 Mean height-growth trajectories of main woody species

注：04，05，06，07，08 分别表示干扰后恢复 1 年至 5 年的年份，即 2004，2005，2006，2007，2008 年；c，q，x 分别表示春，夏，秋季

3 讨论

3.1 主要树种种群空间分布格局的成因

集群分布是植物种群最普遍的分布格局(李博 2000)。本研究中干扰前后各种群均呈现集群分布。集群分布形成的原因主要包括三方面。一、植物传播种子方式使其以母株为扩散中心。亚热带常绿阔叶林主要优势种——壳斗科植物大多整体上集群分布于母株的周围(蔡永立等 2007; 蔡飞 1993; 杨永川 2005; 陈小勇等 1996)。二、环境资源分布不均匀。在成熟的群落中或郁闭度较大的群落中,木荷以及落叶树种的幼苗往往在光照较好的地段集群,多出现在林窗或林缘。本研究样地 I 中落叶迁入种集中分布于群落边缘等光照充足处。然而,随着样地 I 中常绿树种优势度的增加,林内光照条件减弱,群落中林窗逐渐闭合,落叶树种分布范围缩小,主要集中于群落边缘,导致集群程度增加。三、微地形的影响。微地形对植物分布的影响包括直接影响和间接影响。直接影响:如地形凹陷区或小土堆的底部易于汇集大量种子。间接影响是通过改变土壤养分资源利用率来实现的,即在这些凹陷区或小土堆的底部能够在一定程度上汇聚土壤养分和水分,形成相对肥沃的区域,在趋肥效应的作用下,植株集中于这些区域生长发展(杨徐烽 2008)。样地 III 中微地形是植物分布格局形成和维持的主要机制,尤其对于种子重量小的木荷以及山鸡椒实生植株分布具有主要影响。

干扰对落叶树种的影响主要是导致其种群分布范围的扩大,而不同程度干扰对落叶物种的影响并没有共同的趋势。其中,山鸡椒种群分布格局对干扰程度反应敏感,这可能与其种子较小有关。在干扰程度最大的样地 III 中集群程度最大,其次为林内光照条件不均匀的样地 I,再次为光照较弱的样地 IV,在资源以及地形较为样地 II 中其集群程度最小。

干扰对常绿维持树种种群分布格局的影响较小,主要原因一是萌枝以及样地 I 中原有保留树种占据主体,二是壳斗科植物实生苗的分布未受到干扰的影响,而这两者的分布都是以原有母株为中心的。但样地 III 中木荷由于环境条件以及微地形的影响,随恢复的进程,其种群集群程度大大增加。

3.2 主要树种种群更新特征与群落动态预测

干扰对物种种群结构的影响主要取决于干扰的性质以及物种生物学生态学特性。

对落叶迁入种而言,干扰后生境的改变导致物种的入侵以及种群数量的大爆发,而物种生物学特性又导致了物种间种群大小的差异。

种子繁殖是本研究中落叶树种的主要繁殖方式。同为樟科的山鸡椒和檫木,在干扰前的样地Ⅲ中均有一植株,其中山鸡椒为 6m,檫木为 8.5m,且样地附近均有大树零星分布。其果实均为浆果状核果,鸟类传播为主要的种子散布方式,但由于山鸡椒种子千粒重为 0.03-0.043kg,檫木种子千粒重为 0.058-0.075kg (www.fgr.cn),且山鸡椒结实早、数量多(样地中山鸡椒已见开花结果),再者,鸟类对果实的喜好不同(山鸡椒果实具有浓郁芳香),这可能使得山鸡椒的种子得以传播的数量较大,扩散范围广。在干扰前样地土壤活力种子库的组成中,山鸡椒占总数的 1.7%,而檫木仅为 0.24% (宋垚斌等 未发表数据)。因此,各干扰样地中山鸡椒种群数量大于檫木。南酸枣为核果,种子千粒重为 1.6-2kg (www.fgr.cn),主要为重力散布,故其种群数量小于檫木。

萌枝繁殖也是本研究中落叶迁入种的更新策略,但萌枝能力较低,除部分砍桩具有少量萌枝外,实生植株并无萌枝,这可能与其将更多的资源投资于有性生殖过程以及快速高生长方面,从而快速占据垂直空间资源,在争夺光线的竞争中具有极大的优势有关(杨永川 2005),这是先锋物种的主要特征之一(Fernandez-Palacios & Arevalo 1998)。萌生植株依靠丰富的地下营养物质(Cruz & Moreno 2001),生长极为迅速,远高于实生植株。

不同的干扰对各落叶迁入种种群的影响主要体现在资源可利用率上。皆伐的样地Ⅱ和Ⅲ中光照条件充足,但样地Ⅲ由于土壤养分的贫瘠,使得各落叶树种种群数量小于样地Ⅱ。其中,样地Ⅱ山鸡椒种群数量在恢复 1 年时达到最大,458 株,而样地Ⅲ山鸡椒数量在恢复 3 年达到最高值 277 株,远滞后于样地Ⅱ。样地Ⅲ中落叶树种实生植株平均高生长速率也低于样地Ⅱ。择伐的样地Ⅰ和Ⅳ中,光照为限制性因子,落叶树种分布于林窗处,种群数量远小于样地Ⅱ和Ⅲ,且样地Ⅳ中数量最少,平均高生长速率最低。随着时间的推移,群落结构得到恢复,郁闭度增加,林内光照条件降低,落叶树种种子萌发数降低,幼苗幼树死亡率增加,使得种群数量减少。由于落叶树种幼苗数量的缺乏,随着恢复的继续进行,落叶树种无法得到更新,种群将逐渐衰退。

干扰样地中常绿维持种而言,萌枝繁殖是主要的更新方式。常绿树种种群大小主要取决于干扰前种群大小,萌枝能力,种子来源、散布方式,以及种子萌发和幼苗更新能力。

在各干扰样地中，干扰前米楮种群数量最大，米楮具有很强的萌生能力，并且在干扰前土壤活力种子库中米楮所占比例为常绿阔叶乔木树种的 66.4%（宋垚斌等 未发表数据），种子资源丰富，且种子萌发和幼苗更新能力强（宋坤 2007），这使得干扰后除样地Ⅲ外，米楮种群数量得到迅速恢复，与干扰前相接近。而样地Ⅲ可能由于土壤表层去除对小树伐桩造成了损伤以及土壤养分的缺乏，导致小树伐桩的萌生个体较少，主要为大树伐桩产生萌枝，加上土壤种子库的破坏，米楮种子主要依赖于动物的二次散布，这些都导致样地Ⅲ中米楮种群数量较少，且由于光照强烈，土壤贫瘠，其实生植株生长缓慢。

与米楮类似，石栎和栲树都具有强的种子萌发、幼苗以及萌枝更新能力（宋坤 2007；蔡永立等 2007）。然而，由于壳斗科植物的种子均为坚果，种子主要以重力方式散布，而干扰前只有样地Ⅱ中具有栲树大树，其他样地土壤活力种子库中没有栲树，因此，除样地Ⅱ外，栲树的更新主要依赖萌枝，种群数量较少。而干扰前，石栎具有丰富的种源，尤其样地Ⅳ中的母树，使得其种群数量远高于其他样地，但样地Ⅲ同样由于种子库的去除，导致实生植株仅为 1 株，且生长缓慢，而萌生植株也仅为 3 株。

木荷在干扰前各样地中分布数量较少，虽然产生种子较多，但由于群落下土壤湿度较大，其种子保存时间短，易腐烂而丧失萌发力（丁圣彦 2001），且种子萌发和幼苗更新需要充足的光照（宋坤 2007），故干扰前土壤活力种子库中没有木荷（宋垚斌等 未发表数据）。在本地区阴湿或群落郁闭度较高的地段，一般很少见到木荷的实生苗（丁圣彦 2001），而多分布于林窗（杨永川 2005）。然而，木荷在受到强干扰的生境中会产生大量的萌枝（王希华等 2005），因此在恢复 1 年时，各干扰样地中木荷主要以萌生植株的形式出现，部分伐桩未产生萌枝，种群数量少，随着时间的推移，部分伐桩萌枝长势不好，甚至死亡。木荷种子为风力散布，其种子具有高度移动性，且木荷具有较宽的生态幅度，耐瘠薄土壤（蔡飞 1993），随恢复进行，木荷实生苗数量逐渐增加，尤其是在恢复 3 年群落内光照条件最为充足的样地Ⅲ，幼苗数量激增，但在土壤湿度最大的样地Ⅳ木荷实生苗数量稀少，至恢复 5 年才有 2 株，萌生植株数量也仅为 2 株。

石栎、米楮、栲树的实生植株也具有萌枝能力，这被认为是植物对环境压力小，竞争激烈的环境的适应，是争夺资源的有效手段（Clarke *et al.* 2005），通过产生大量萌枝迅速占据空间，增加对光照的截收面积，又排挤了竞争对手；但过早的将营养物质储存在地下器官，会导致低生长和慢成熟，使其在竞争光线时缺乏

优势 (Fladung *et al.* 2003, 杨永川 2005), 因此, 随着个体年龄的增加, 萌枝数量减少, 以减少萌枝对能量的消耗(宋坤 2007)。而木荷实生植株没有萌枝, 其在个体未受到损伤的情况下很少产生萌枝(杨永川 2005)。

由常绿维持种群结构可以看出, 由于具有较多的幼苗幼树, 其种群可以得到稳定的发展。

随着恢复的继续进行, 群落郁闭度的增加, 林下落叶树种由于光照的减弱而逐渐消失, 而常绿树种具有耐阴性, 其幼苗、幼树可以长期位于林下, 等待林窗的出现而迅速生长进入群落上层。

根据主要树种在恢复初期种群结构动态, 生物生态学特征, 空间分布格局, 可以对群落的短期发展进行预测: 样地 I 以米楮为主的常绿树种的优势将继续扩大, 落叶树种零星分布于群落边缘或上层; 样地 II 将呈现以落叶树种山鸡椒、檫木、南酸枣与米楮等常绿阔叶树种混交为主体, 部分落叶树种位于群落的上层, 林下以常绿树种为主的群落结构; 样地 III 由于常绿树种更新以及生长速率的限制, 样地中郁闭度的增加还需要较长时间, 因此, 整个群落将在较长时间内维持以落叶树种占据优势。样地 IV 中本章所研究的这 7 个树种在更新层并未占据绝对优势, 而是以常绿阔叶灌木为主 (见第三章)。由于光照的限制, 植物生长缓慢, 样地 IV 的更新层将在较长时间内维持现状。

常绿阔叶林次生演替到顶级群落阶段一般需要经历 150 年时间, 乔木层的形成一般为 20 年左右 (李兴东, 1995)。本研究的样地 I-III 中还未形成乔木层, 属于次生演替的前期。参照干扰前顶级群落中乔木层植株密度 ($0.1 \text{ 株}/\text{m}^2$), 并依据样地 I-III 中主要树种种群高度级和恢复初期平均高生长速率, 对样地初步形成乔木层的时间进行推测。预计样地 I 大概需要 8 年的时间初步形成以米楮为主的乔木层。样地 II 大概在 4 年的时间内可初步形成以落叶树种为主的乔木层, 而以米楮为主的常绿树种需要 8-9 年左右的时间才进入乔木层。样地 III 中 1 年后檫木萌生植株将高于 8m, 米楮和栲树的萌生植株共约 8 株, 其高度将在 6 年左右的时间超过 8m, 但初步形成常绿树种为主的乔木层可能需要 12 年时间, 而落叶树种在 6-9 年间大约有 5 棵植株将高于 8m, 由此可推测, 样地 III 反而可能将比样地 II 更早进入顶级群落阶段。这可能是由于土壤的贫瘠导致落叶树种高生长较为缓慢, 而常绿萌生植株由于丰富的地下碳水化合物、矿物质营养的积累, 保证其快速生长, 从而可跨越常绿落叶混交林阶段而直接进入常绿阔叶林阶段。参照砍伐前顶级群落灌木层平均最大高度 (4.5m) 和平均植株密度 ($0.125 \text{ 株}/\text{m}^2$),

依据样地Ⅳ林下植株垂直结构及平均高生长速率,推测样地Ⅳ大概需要5年的时间初步形成以落叶和常绿混交的灌木层。

4 小结

干扰对物种种群的影响主要取决于干扰的性质以及物种生物学特性。对落叶迁入种而言,由于其喜阳的特性以及种子主要靠风力和鸟类散布,从而在干扰后导致大量侵入,分布范围的扩大以及种群数量的大爆发,而其种子特性又导致了物种间种群大小以及分布格局的差异。以鸟类为主要种子散布途径的檫木和山鸡椒种群数量大于南酸枣,但种子重量较小,种源丰富的山鸡椒种群数量大于檫木,且其分布格局受干扰程度的不同而发生改变,资源的空间分异以及微地形是其分布格局形成和维持的主要机制。干扰样地中各落叶迁入种种群大小受光照和土壤养分的限制。

对常绿维持种而言,萌枝繁殖是主要的更新方式,种群大小以及种群分布格局主要取决于干扰前种群大小,萌枝能力,种子来源、散布方式,以及种子萌发和幼苗更新能力。样地Ⅰ、Ⅱ、Ⅳ中各常绿树种依靠萌枝和土壤种子库,种群得到迅速恢复,但样地Ⅲ由于土壤样地的贫瘠以及土壤种子库的破坏,导致常绿树种种群数量较少。然而木荷由于为风播种子,在光照充足的样地Ⅲ中,其种群数量随恢复的进程而大幅度增加,并集中分布于合适的微地形上。

在受损常绿阔叶林恢复初期,落叶迁入种高生长速率大于常绿维持种,但在样地Ⅲ中落叶迁入种和常绿维持种生长速率差异最小,尤其米槎和栲树常绿萌生植株高生长速率高于落叶实生植株。

根据主要树种在恢复初期种群结构动态,生物学特征,空间分布格局以及生长速率对群落的短期和长期发展进行了预测。结果表明,在恢复初期恢复较为迟滞的样地Ⅲ,由于土壤的贫瘠导致落叶树种生长较为缓慢,而常绿萌生植株由于强大的地下器官维持快速生长,从而可跨越常绿落叶混交林阶段而直接进入常绿阔叶林阶段,即较样地Ⅱ更快进入顶级。

通过第四章和本章的研究,阐明了不同干扰下植被恢复初期群落和主要种群动态变化过程,并从落叶迁入种和常绿维持种主要树种种群特征、生长速率、繁殖方式等方面对恢复格局的形成和维持机制进行了探讨。从结果可知,除树种的迁入或定居阶段对其在恢复初期的优势地位具有巨大影响外,高生长速率是树种生长发育阶段获取竞争优势地位的重要途径。

因此，在接下来的两章中，将从落叶迁入种和常绿维持种主要树种光能转化和光照获取两方面，结合生境因子，探讨其获取碳资源的策略以及对干扰的生态适应，揭示各主要树种在植被恢复初期是如何具有快速生长的能力从而占据自身相应地位，从而进一步研究恢复初期格局的形成和恢复机制。其中，光能转化能力可用叶性状来表征，而光照的获取可用构型来表征。

第五章 受损常绿阔叶林恢复初期主要树种叶性状及其生态适应

叶片是植物进行光合作用的主要器官,叶片性状特征直接影响到植物的基本行为和功能(张林和罗天祥 2004),与植物的生长对策以及植物利用资源的能力紧密联系(Vendramini *et al.* 2002)。叶性状不仅能够反映植物与气候、地理空间变异等自然环境之间的关系,也可以反映植物与干扰环境之间的关系,如火灾、放牧、砍伐、生物入侵和土地利用等(Diaz *et al.* 2002; Lavorel *et al.* 1997; 孟婷婷等 2007)。尤其是反映植物光合能力的叶片光合速率、比叶面积(单位重量的叶面积)、干物质量(单位重量的干物质含量)、叶片氮、磷含量(单位重量或单位面积氮、磷含量)等性状,共同体现了植物在与环境适应过程中,为获取最大碳收益所采取的生存适应策略(Han *et al.* 2005; Pujol *et al.* 2008; Wilson *et al.* 1999)。

在我国东部地区,对植物叶性状与干扰环境之间的关系的研究较少,只见闫恩荣等(Yan *et al.* 2006; 闫恩荣和王希华 2007)对常绿阔叶林退化过程中主要优势种的养分利用策略的研究,以及卢训令(2006)对不同程度干扰下,常绿阔叶林恢复初期主要优势种幼苗幼树光合生理生态特性研究。

本文选择不同受损程度常绿阔叶林恢复初期主要树种为对象,通过分析它们叶片的光合速率、比叶面积以及叶氮、磷含量,探讨不同程度干扰与不同树种叶性状之间的关系。我们推测,不同程度干扰会对植物叶性状产生不同程度的影响;而不同的物种可能采取不同的生存策略来适应外界环境的改变,以维持生存以及在群落中的重要地位,从而形成不同的恢复格局。

1 研究方法

1.1 研究对象

由于气候异常,2008年8月野外调查时,檫木和南酸枣叶片以大部分出现枯焦,因此,很遗憾本研究只能以各干扰样地恢复初期,落叶迁入种和常绿维持种中主要的5个树种:山鸡椒、木荷、石栎、米槠和栲树,以及对照样地中的石栎、米槠和栲树幼树为研究对象。由于对照样地中木荷幼树数量少且长势差,故不做研究。

1.2 实验方法

样品的采集 在每个样地中选择发育正常、长势良好的个体。常绿树种区分萌生和实生植株，各选择 3-5 棵（样地 I、IV 中木荷幼树仅为 1 棵）。落叶树种只选择实生植株，各 3-5 棵，取当年生顶端向阳健康叶片 3-5 片。然而，由于分析结果表明各树种萌生和实生幼树各叶性状间无显著差异，因此，本研究只针对树种进行分析。各样地中同一树种高度尽量保持大体一致，但样地 IV 中各树种高度较小。

最大净光合速率（ A_{max} ）测定 2008 年 8 月，选择天气晴好的上午（9:00-12:00），利用 LI-6400 型便携式光合仪，测定饱和光强（ $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ）下植物叶片最大净光合速率（the maximum of net photosynthesis based on area, A_{max} ）。测定前先用红蓝光源，按 500、700、1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强梯度对植物叶片进行诱导。叶片温度控制在 30℃；大气 CO_2 浓度为 370-445 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

比叶面积（specific leaf area, SLA）的测定 将摘取的叶片放入封口袋中带回实验室，吸去叶片表面水分，用扫描仪扫描，得到叶面积（ mm^2 ），称鲜重。后将叶片置于烘箱，105℃杀青 10 分钟左右，之后在 60℃条件下烘干（约 72 h）至恒重，后称干重，然后将其粉碎，过筛、装袋待测定叶片 N、P 含量。比叶面积（SLA）由叶面积除以叶片干重求得。

叶 N、P 含量（leaf nitrogen and phosphorus content, N, P）的测定 采用标准凯氏法进行消解，使用流动注射分析仪（SKLAR，荷兰生产）测定叶片 N、P 含量。

1.3 数据处理

利用 SAS 8.0 软件，对不同样地同一树种，以及同一样地中不同树种之间的叶性状进行方差分析，之后采用 Duncan 检验进行各水平间均值的多重比较。对不满足正态分布和方差齐性的数据进行 Log 转换。

2 结果与分析

2.1 不同树种叶性状比较

除对照样地的 A_{max} 外，同一样地中不同树种叶性状之间均存在极显著差异（ $P<0.01$ ，图 5-1）。各样地落叶迁入种山鸡椒的 A_{max} 、SLA 和 N 均显著高于常绿树种（ $P<0.05$ ）。山鸡椒叶 P 含量在样地 III 中显著高于常绿维持种，在样地 I、

II、IV中与常绿树种的差异较小。

各常绿维持种间叶性状之间的差异较小。在各干扰样地中，木荷的 A_{max} 较其他常绿树种高，栲树最低；而木荷叶 N 和 P 含量较低，栲树叶 N 含量较高，石栎叶 P 含量较高。对照样地中，SLA 和叶 N 含量均以米楮最高。

不同树种叶性状之间的差异随干扰程度的不同而异。除样地IV叶 N 含量差异最大外 ($CV=35.7\%$)，其余不同树种叶性状间差异均以样地 I 最大 (24.4-55.6%)；SLA 以样地III间差异最小 ($CV=32.04\%$)，P 以样地 II 间差异最小 ($CV=28.5\%$)， A_{max} 以样地IV差异最小 ($CV=20\%$)。

2.2 叶性状沿干扰梯度的变化

由图 5-1 可知，不同程度干扰下同一树种叶性状之间均存在显著差异 ($P<0.05$)。除样地 I 栲树的 A_{max} 外，干扰样地中木荷、米楮、栲树 A_{max} 、N 均不同程度高于对照，SLA 则较对照有所下降，并随干扰程度的增加，与对照间差异增大。其中，样地III的 A_{max} 、N 最高，SLA 最低，与对照间存在显著差异，而样地IV与对照间无差异或差异较小，样地 I、II 介于样地III与样地IV之间。叶 P 含量在各样地间的变化没有明显规律性。

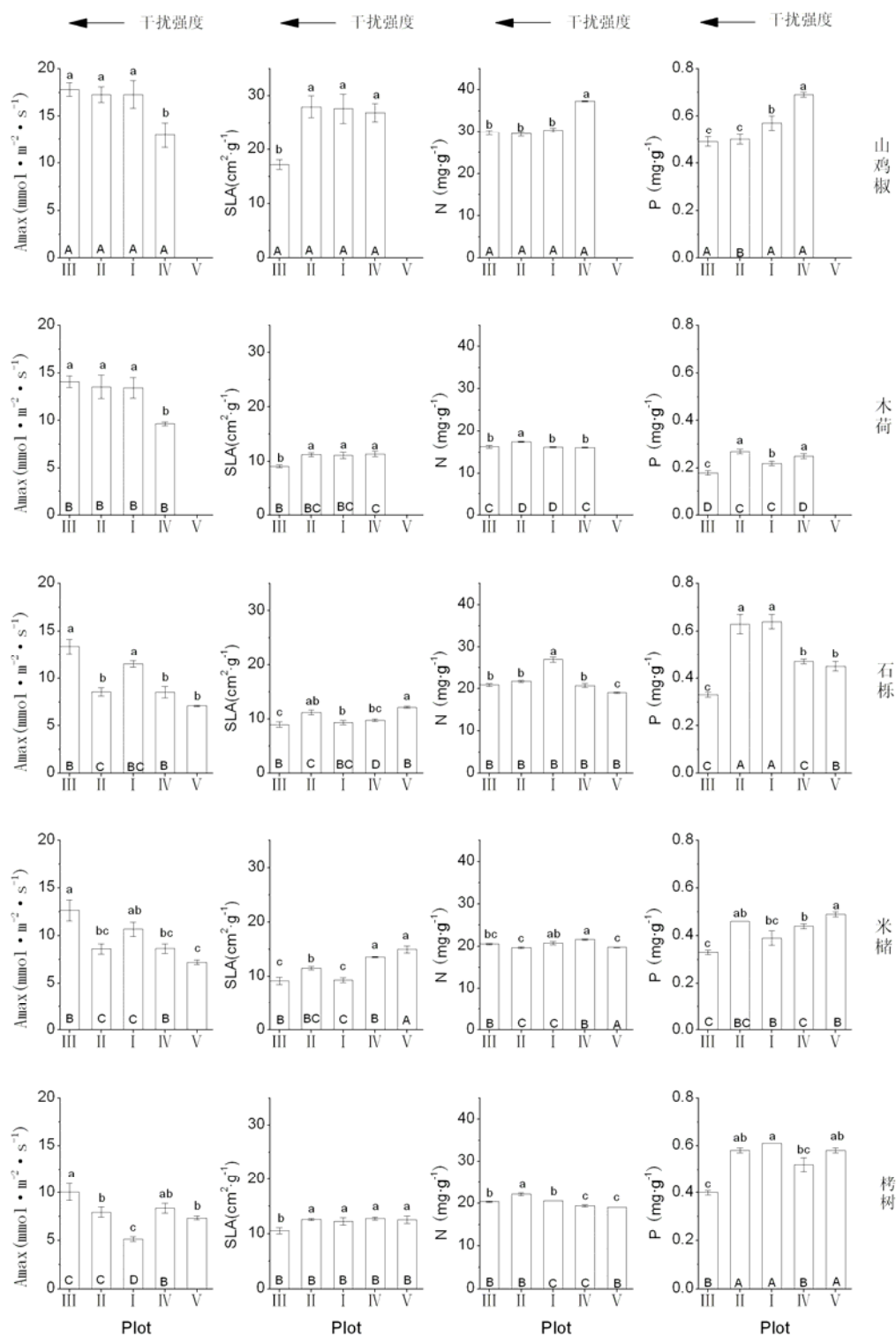


图 5-1 主要优势种叶性状

Fig. 5-1 Leaf traits of mail dominant species

注：图中数值为平均值±标准误；对不同样地同一树种的相同指标间的差异进行了检验，如图中小写字母所示，不同字母表示差异显著（ $P < 0.05$ ）；同时对同一样地不同树种相同指标间的差异进行了检验，如图中大写字母所示，不同字母表示差异显著（ $P < 0.05$ ）

3 讨论

3.1 不同程度干扰对植物叶性状的影响

植物叶性状与环境之间存在密切的关系，其中光照和土壤养分是干扰后植被恢复的重要影响因子。不同程度干扰对植物群落的影响也不同。植被的去除会导致群落内光照的增加，而土壤表层的去除则降低土壤养分含量。植物通过改变自身特性以适应环境，并最大限度地获取资源(Ellsworth & Reich 1996)。

在高光强下，植物将叶中大部分物质用于构建保卫构造或者增加叶肉细胞密度以防止过度失水，具体表现为叶片厚度较大而面积较小，即叶片 SLA 减少(Niinemets *et al.* 2007)。氮是光合物质代谢和植物生长的关键性因子(Takashima *et al.* 2004)，氮在叶片中的含量和利用效率与叶片的光合能力密切相关，与光合速率存在明显的正相关(Ellsworth & Reich 1996)。良好的光照条件能增加叶片 N 含量(Gonzalez-Real & Baille 2000)，并且植物将较多的叶 N 投资于电子传递和羧化效率上，提高光合速率和光合氮利用率(Evans 1989; 赵平等 1999b)。在样地 I -III 中，由于光照条件的改善，植物叶片 SLA 降低，A_{max} 和 N 含量增加，从而具有较高的生长速率。

然而，在保留乔木层的样地IV和对照样地的低光环境下，植物为使碳收获最大化，常形成大而薄的叶片，即叶片 SLA 增大，以增加光能捕获面积(Poorter *et al.* 2006)；并优先将 N 分配于叶绿素和类囊体，提高光能的捕获，但单位叶绿素的电子传递能力却下降而限制了光合速率的提高(Evans 1989; 赵平等 1999b)；此外，高 N 叶片比低 N 叶片具有更高的暗呼吸，需要消耗更多的碳(Reich *et al.* 1998)，因此，低光条件下，即使叶 N 含量增加，但对提高植物叶片光合速率的作用却很微弱(Evans 1989; 赵平等 1999b)，如样地IV中的山鸡椒（图 5-1）。样地IV林下环境与对照样地V相类似，石栎、米楮、栲树的叶性状与对照差异较小，但灌木层的去除，光照条件的改善也在一定程度上提高了叶片 A_{max}。因此，样地IV和V中植株光合能力较弱，故生长速率低于其他样地。

土壤养分含量的改变直接影响植物叶片养分含量。样地III土壤表层的丧失导致土壤养分含量下降，尤其是速效 P 含量大大低于其它样地，使得样地III中各种叶片 P 含量最低。叶 P 的缺乏可导致叶绿素含量和蛋白质含量的下降，从而降低光合速率，但和氮缺乏相比，这种影响程度较小(Lima *et al.* 1999)。样地III中土壤全 N 和硝解氮含量下降幅度较 P 小，这是由于土壤磷素的获得主要来源于

岩石的风化和淋溶, 速率缓慢, 而土壤氮素的获得途径多样, 且以植物凋落物为主要归还形式(闫恩荣 2006)。因此, 样地III中植物 A_{max} 并未降低, 在光强最为充足的条件下, 反而显著高于其他样地。但高光强以及土壤养分的减少导致样地III中叶片 SLA 显著低于其他样地, 以更好地适应干旱、贫瘠的环境(Wilson *et al.* 1999)。样地 I 和 II 中可能由于植被恢复较快, 植物对土壤磷素吸收较多, 土壤磷素含量较对照下降, 但植物叶片 P 含量并未减少, 石栎反而显著增加, 说明土壤磷素的减少尚未对植物生长产生影响。在本地区其他研究中同样存在植物叶 P 含量变化趋势与土壤磷含量变化不一致的现象(高三平等 2007; 闫恩荣 2006), 其具体原因需要进一步的研究。

整体而言, 随着干扰程度的增加, 植物叶性状与对照之间的差异也增加, 而由于光照强度的增加, 使得植物获取碳资源的能力增加, 因此生长速率得到提高。样地III干扰最为严重, 光照最强, 土壤养分下降, 导致叶性状与对照间差异最大。样地IV干扰程度最小, 叶性状与对照间差异也最小。样地 I 和 II 则介于两者之间。

3.2 主要树种叶性状及对恢复格局的解释

由于植物自身特性的差异, 不同树种对外界干扰的响应策略也不尽相同。落叶迁入种山鸡椒, 具有高的 SLA、 A_{max} 以及 N、P 含量, 表现出很强的资源获取能力, 在短时间内通过高效的光合速率合成足够的有机碳来补偿叶建成消耗, 以保证迅速生长, 从而在植被恢复早期占据竞争优势。样地IV中由于光强减弱, 山鸡椒增加叶 N 含量以维持较高的光合速率, 然而, 如前所述, 低光下叶 N 含量的增加对 A_{max} 的作用不大, 样地IV中山鸡椒 A_{max} 较其他样地下降, 但仍显著高于耐荫的常绿树种(图 5-1)。赵平等(1999b)对欧洲 3 种常见落叶幼苗, 以及王辉等(2008)对热带两种先锋种不同光照条件下叶片氮、磷含量研究中同样发现, 低光环境下植物叶片养分含量高于高光环境。低光强下山鸡椒叶 N 含量提高的原因还可能有以下三方面: 一、低光照条件下, 光合速率下降致使碳水化合物积累少, 叶片生物量下降, 从而以每单位干物质计算的 N 含量必然会增加; 二、植物在正常 N 营养供应下, 所吸收的硝酸盐在叶片中的还原作用需要同光合作用竞争还原剂(如 NADPH 和 NADH)和能量供体(如 ATP), 低光照条件下生长的植物光合速率有所减弱, 使得硝酸盐的还原得益, 叶片的 N 含量自然会升高(赵平等 1999b); 三、低光环境限制了植株营养生长导致营养物质在组织体内积累(王辉等 2008)。本研究中常绿维持种可能由于光合速率较低, 样地IV

中其叶片 N 含量并未高于其他干扰样地。

常绿维持种叶片 SLA、 A_{max} 以及 N、P 含量较落叶迁入种低, 生长较缓慢, 叶子需要通过足够长的时间来补偿叶片建成消耗和维持自身消耗。不同的常绿树种对干扰的响应策略仍然具有差异。

木荷虽然叶 N、P 含量较低, 但生态幅度大, 适应性强, 在不同程度干扰下 A_{max} 都高于其他常绿树种, 表明具有很高的光合氮、磷利用效率, 碳获取能力很强, 因此具有较高的生长速率。木荷在各演替阶段群落中均表现出较高的日平均光合作用速率(丁圣彦和宋永昌 1999), 并且具有很大的可塑性(丁圣彦 2001; 宋坤等 2008), 从而可以在演替各阶段占据重要地位。然而, 在干扰样地中, 木荷幼树均以萌生植株的形式存在, 实生植株生长缓慢, 可能是因为木荷幼苗叶片数量较少, 虽然单位面积光合速率高, 但总体的光合速率较低, 无法满足植株迅速生长的需要; 而萌生植株依靠原有的、储存有大量营养库的地下器官, 为自身快速生长提供充足的养分(Bellingham 2000)。在对照样地, 木荷多以实生幼苗的形式存在, 而缺乏幼树, 这是因为木荷在生长早期具有很强的耐荫性, 生长速率缓慢, 可长时间忍耐低光环境(宋坤等 2008)。

石栎 A_{max} 中等, 叶片 N、P 含量较高, 具有较强的养分获取能力, 其叶性状对外界环境的可塑性较高, 具有较高的利用强光的能力。石栎为一个中生偏阳的树种, 具有较大的生态幅, 其光补偿点处于中等(丁圣彦等 2007), 从而可以在不同光环境下保持较为快速的生长。石栎不仅将 N 投资于光合系统以维持自身生长, 还将很大部分投资于叶片防御系统的构建, 形成较厚的蜡和角质层, 以及叶背面排列紧密的灰白色圆锥形毛状体, 这既可阻止水份蒸腾, 提高保水能力, 又可反射热辐射, 降低叶温; 具有很强的自我保护机制, 从而使其能适应比较干旱的环境(葛滢等 1999)。因此, 石栎在退化常绿阔叶林各阶段群落中均存在, 与木荷和栲树等优势种共存, 且能生长良好(丁圣彦等 2007)。

米槠的 A_{max} , 叶片 N、P 含量均为中等水平, 但其叶性状对资源利用能力的可塑性也较强, 且由于其枝繁叶茂, 具有较大的叶面积指数, 使得整体光合生产能力较强, 从而具有高的生长速率, 成为各干扰样地中的重要优势种。

栲树 A_{max} 小, 光合生产力低, 且利用高光强的能力差, 在光照最为充足的样地Ⅲ中其 A_{max} 仅比对照增加 37.1%, 而石栎和米槠比对照分别提高 89.5%, 76.1%。除样地Ⅲ外, 栲树均位于林冠下层, 尤其在样地 I 中, 由于生长速率慢, 受压于米槠、石栎植株之间、冠层之下, 其生长状态不佳, 导致 A_{max} 大幅度下

降, 显著低于其他样地。在恢复近两年时, 栲树的光合速率高于米楮(卢训令 2006), 然而随着恢复的进行, 米楮适应性逐渐增加, 光合速率高于栲树, 竞争力增强, 占据了群落重要地位。但在林下, 如样地IV与对照样地中, 栲树 A_{max} 与石栎、米楮无显著差异, 这是因为栲树光补偿点低且易受强光胁迫(丁圣彦和宋永昌 1999)。丁圣彦和宋永昌(1999)研究认为, 栲树在常绿阔叶林的演替过程中是一个中兴优势种, 随着演替的进程, 群落的生境的优化, 栲树的各个方面都得到充分的发育, 以致在群落演替的后期阶段成为绝对优势种并有能力保持这种优势地位。

栲树和米楮具有相似耐阴性, 为生态等值种(Equivalent species), 两者在小尺度($25m^2$)上强烈排斥。其中米楮表现出对分布地段的广泛适应性, 而栲树则分布于条件优越的限制性生境中, 水平空间上的分离, 使得它们可能分享顶级的地位(杨永川等 2006)。在本研究区域, 可能由于水分条件较差, 且历史上多次受到干扰, 米楮为主要优势树种, 而栲树分布较少(宋坤等 2008)。生态位上的分离可能也是本研究中栲树竞争力较弱的原因。

由于不同树种对外界环境改变所采取的策略不同以及不同程度干扰所造成的群落环境的不同, 使得各样地中物种叶性状间差异也不同。

由于样地III干扰程度最为严重, 土壤种子库的丧失以及土壤养分的下降导致植被恢复速率缓慢, 样地中植株密度小, 对资源的竞争小, 使得样地III中各树种叶性状之间的差异也较小。样地II由于保留了土壤表层, 植被恢复速率较快, 植株密度大于样地III, 树种间对资源的竞争较为激烈, 生长快速的树种具有高的 A_{max} , 生长较为缓慢而位于林冠下层的植株 A_{max} 较低, SLA 较大, 这导致各树种间叶性状具有较大差异。样地I由于灌木层的保留, 原有优势种米楮具有最大的竞争力, 而位于下层的树种生长受到抑制, 如栲树, 树种间各叶性状差异最大。样地IV林下植株密度较小, 光照条件均一, 各树种 A_{max} 和 SLA 间差异较小, 但叶片 N、P 含量差异较大, 主要原因是山鸡椒叶片 N、P 含量很高。

4 小结

干扰导致常绿阔叶林光照和土壤的改变, 而光照和土壤养分又是干扰后植被恢复的重要影响因子。各干扰样地光照条件得到较大的改善, 这导致植物叶性状发生一系列变化以适应环境。如降低叶片 SLA, 形成小而厚的叶片, 以防止水份丧失, 增加 A_{max} 、N 含量提高光合作用能力, 从而使得植株生长速率增加。

而样地Ⅲ中土壤养分的贫瘠，尤其是土壤磷有效性的减少，导致植物叶片 P 含量的显著下降。样地Ⅳ和Ⅴ光照较弱生境中，植物光合作用下降，从而植株生长速率较低，但通过增加叶片 SLA，形成大而薄的叶片，以扩大光能捕获面积。

不同的树种响应干扰所采取的生存对策也不相同，从而在植被恢复初期占据不同的地位。落叶迁入种采取高资源获取能力、高生产力的策略以保证在较短时间内补偿叶片建成消耗和维持自身消耗，从而迅速生长，在植被恢复早期占据竞争优势。常绿维持种光合速率较低，需要通过足够长的时间来补偿叶片建成消耗和维持自身消耗。其中木荷具有较高光合速率，对环境适应性强。石栎和米槠光合速率中等，对环境可塑性高，其中石栎具有较高的利用强光的能力和自我保护机制，米槠主要依靠较大的叶面积指数，使得整体光合生产能力较强，从而具有高的生长速率，成为各干扰样地中的重要优势种。栲树光合速率低，利用高光强的能力弱，因此生长速率较低。

第六章 受损常绿阔叶林恢复初期主要树种 构型及生态适应

植物体是一个构件集合体(Halle *et al.* 1978)。木本植物地上部分的枝或茎的顶端分生组织和侧生分生组织通过不断重复的、持续的活动产生新的分枝,构成了复杂的枝系结构和多样的冠幅形态特征(陈波和达良俊 2003)。植物的构型决定于遗传因素,但由于植物体整个生活史过程中,其自身的生理生长以及外部环境都处于不断变化之中,因此,在生长过程中,植物构型往往表现出一定程度的可塑性(陈波等 2002)。分枝格局是植物构型分析的重要内容,它主要由分枝率、分支角度和枝长等 3 个形态学性状所决定。构型是植物光合生产的重要影响因子(Küppers 1989),对构型的研究可以反映植物对光、空间等资源的利用方式,从而揭示植物对外界环境的适应策略。此外,植物群落通常由不同冠型的植物所组成,构型对物种的共存起到了重要的作用(Yokozawa *et al.* 1996)。

近年,在国内不少学者对分枝格局进行了相关研究,主要针对不同发育阶段(Zhou *et al.* 2001; 黎云祥等 1998; 孙书存和陈灵芝 1999b; 陈波和达良俊 2003)以及不同生境中(徐程扬 2001; 孙书存和陈灵芝 1999a)的植物构型差异。但对于不同植物间构型的比较,以及干扰与植物构型之间的研究还未见报道。干扰会导致群落中光照、空间、养分等资源的改变和重新配置,我们推测,为适应外界环境的改变,植物将改变其分枝格局以维持最合理的生存状态;而不同物种采取不同的构型,从而在群落中占据各自的空间。

1 研究方法

1.1 研究对象

以干扰样地中落叶迁入种和常绿维持种中的 7 个主要树种山鸡椒、檫木、南酸枣、木荷、石栎、米槠和栲树幼树,以及对照样地中的石栎、米槠和栲树幼树为研究对象。由于对照样地中木荷幼树数量少且长势差,故不做研究。

1.2 构型参数测定

1.2.1 分枝格局参数

分枝格局是植冠构型分析中的一个主要内容，它最终决定了植株冠幅的复杂化程度（陈波等 2002）。

在每个样地中选择发育正常、长势良好的个体。常绿树种区分萌生和实生植株（萌生植株选取主枝进行测定），各选择 3-5 棵（样地 I、IV 中木荷幼树仅为 1 棵）。落叶树种只选择实生植株，各 3-5 棵。然而，由于分析结果表明各树种萌生和实生幼树构型指标间无显著差异，因此，本研究只针对树种进行分析。各样地中同一树种高度尽量保持大体一致，但样地 IV 中各树种高度较小。测定每个植株的高度、胸径等参数，用自制的圆规结合半圆仪测定主要枝条倾角和叶倾角，随机枝取样法（randomized branch sampling method）分别测定枝条的分枝数、当年生枝长度等。按照 Strahler 法确定枝序，分别计算总体分枝率（Overall bifurcation ratio, OBR）和逐步分枝率（Stepwise bifurcation ratio, SBR）（陈波和达良俊 2003）。

$OBR = (N_T - N_S) / (N_T - N_1)$ ，其中 $N_T = \sum N_i$ ，表示所有枝级中枝条总数， N_S 为最高枝条数， N_1 为第一级的总枝条数。

$SBR_{i: i+1} = N_i / N_{i+1}$ ，其中 N_i 和 N_{i+1} 分别为第 i 级和第 $i+1$ 级的枝条总数。

几乎在植物所有的构型分析中，分枝率都被作为一个重要指标，用它表示枝条的分枝能力和各枝级间的数量配置状况（Borchert 1981）。在逐步分枝率中，以 $R_{1:2}$ 的生物生态学意义最为重要，因对温带和亚热带大多树种而言，其涉及的一、二级枝系是叶片着生的主要部位，能够反映出带叶枝条同支持枝系间的比例关系（Steingraeber & Waller 1986，陈波等 2002）。

1.2.2 冠形指数

采用冠深比（crown depth ratio, CDR）和冠幅比（crown width ratio, CWR）来表征树冠形状（Takahashi 1996）。冠深比为树冠的厚度（ $H - H_B$ ，树高与枝下高之差）与树高的比值，冠幅比为树冠的平均冠幅与树高的比值。

1.3 数据分析方法

利用 SAS8.0 软件对各样地中同一主要树种的构型参数进行非参数多重比较，

及各参数间回归分析。

2. 结果与分析

2.1 不同树种构型比较

由表 6-1 可知, 同一样地中不同树种间总体分枝率和逐步分枝率 $R_{1:2}$ 具有显著差异 ($P<0.05$), 其相互间关系为: 南酸枣、山鸡椒、米楮>栲树、木荷>石栎、檫木。南酸枣、檫木的平均总体分枝率和逐步分枝率 $R_{1:2}$ 分别为 4.35、4.45 和 3.40、3.40。干扰样地中 7 个主要树种的总体分枝率和逐步分枝率 $R_{1:2}$ 之间的差异在样地 III 中最大 ($CV=47.05\%$, 48.04%), 在样地 IV 最小 ($CV=35.17\%$, 37.60%)。

同一样地中不同树种间分枝级数具有显著差异 ($P<0.05$), 常绿维持种大于落叶迁入种, 相互间关系为: 米楮>栲树、木荷、石栎>山鸡椒、南酸枣、檫木。米楮分枝级数最多, 最高为 5 级, 而檫木分枝级数最少, 最高为 2 级。干扰样地中主要树种分枝级数之间的差异在样地 IV 中最大 ($CV=39.88\%$), 在样地 II 中最小 ($CV=34.24\%$)。

各树种间当年生枝条长具有显著差异 ($P<0.05$), 其中落叶迁入种大于常绿维持种, 相互间关系为: 南酸枣>檫木、山鸡椒>栲树、石栎>米楮>木荷。干扰样地中主要树种当年生枝条长之间的差异在样地 I 中最大 ($CV=63.01\%$), 在样地 III 中最小 ($CV=48.06\%$)。

各树种间主要枝倾角具有显著差异 ($P<0.05$): 南酸枣、米楮>木荷、石栎>栲树>山鸡椒、檫木。干扰样地中主要树种枝倾角之间的差异在样地 I、II 中较大 ($CV=53.51\%$, 53.46%), 在样地 III 中最小 ($CV=44.12\%$)。各主要树种叶倾角关系为: 南酸枣、檫木>山鸡椒、木荷>米楮>石栎>栲树。

除样地 IV 外, 其他干扰样地中, 各树种间冠深比具有显著差异 ($P<0.05$)。总体上常绿维持种大于落叶迁入种, 相互间关系为: 米楮、石栎、栲树、木荷>南酸枣、山鸡椒>檫木。干扰样地中主要树种冠深比之间的差异在样地 II 中较大 ($CV=40.63\%$), 在样地 IV 中最小 ($CV=29.43\%$)。

除样地 III 外, 其他干扰样地中, 各树种间冠幅比具有显著差异。各树种间相互关系为: 南酸枣、米楮、栲树>石栎、檫木>木荷、山鸡椒。干扰样地中主要树种冠幅比之间的差异在样地 I 中较大 ($CV=43.7\%$), 在样地 IV 中最小 ($CV=29.73\%$)。

本研究所涉及的 7 个主要树种中，南酸枣由于为羽状复叶，从而具有最大的叶面积，其他树种均为单叶。叶片大小为：南酸枣>檫木>木荷>石栎、栲树>山鸡椒、米楮（表 6-2）。

2.2 不同样地中树种构型差异

不同样地中南酸枣、石栎、米楮和栲树的总体分枝率以及南酸枣和米楮的逐步分枝率 $R_{1:2}$ 具有显著差异 ($P<0.05$ ，表 6-1)，其他树种的分枝率在样地间无显著差异。总体上，分枝率在样地间的大小关系为：II>I、III>IV、V。但石栎和栲树分枝率在样地III中最大，木荷分枝率的样地IV最大。

不同样地中山鸡椒、南酸枣、石栎、米楮的分枝级数具有显著差异 ($P<0.05$)。总体上，分枝级数在样地间的大小关系为：III>I、II>IV、V。但南酸枣分枝级数在样地 I 中最大。

檫木、南酸枣、木荷当年生枝条长在各样地间具有显著差异，总体而言，树种当年生枝条长度在样地间的大小关系为：II、III>I>IV、V。但山鸡椒和南酸枣当年生枝条长度在样地 I 中最长。

虽然各树种主要枝倾角在样地间无显著差异，但各树种枝倾角在样地 II 中最大。南酸枣和木荷在样地 I 最小，山鸡椒在样地 I 和III中较小，石栎在样地 I 和 V 较小，檫木和栲树在样地IV最小，米楮在样地IV和 V 较小。

除木荷外，其他树种冠深比在各干扰样地中存在显著差异 ($P<0.05$)，总体趋势为：III、IV>I、II、V。木荷、石栎和米楮的冠幅比在各干扰样地中无显著差异，总体趋势为：IV、V > III、I>II。

总体而言，各树种叶倾角在样地III中较大，在样地IV和V的叶倾角较小。

表 6-1 (1) 各样地主要树种分枝特征

Fig. 6-1 (1) The branching characteristics of the main species in the different plots

树种	构型参数	样地				
		III	II	I	IV	V
山鸡椒	总体分枝率	4.81±0.64AB	4.02±0.41BC	4.84±0.66AB	3.54±0.27AB	--
檫木		3.20±0.30B	3.95±0.53BC	3.83±0.67AB	2.60±0.21B	--
南酸枣		3.83±0.86ABbc	5.95±0.67Aa	4.67±0.33Aab	2.95±0.48ABc	--
木荷		3.58±0.36AB	3.85±0.44C	3.58±0.42AB	4.25±1.38AB	--
石栎		3.95±0.27ABa	3.60±0.29Cb	3.31±0.08Bb	2.98±0.13ABb	3.13±0.26b
米楮		4.43±0.31Aa	4.47±0.17ABa	4.38±0.18ABa	3.92±0.23Aa	3.27±0.13b
栲树		4.22±0.29Aa	3.72±0.22BCab	3.70±0.37ABab	2.95±0.18ABb	3.24±0.27b
山鸡椒	逐步分枝率 R_{step}	4.93±0.63ABC	4.17±0.45BC	5.10±0.66AB	3.80±0.38AB	--
檫木		3.20±0.30C	3.95±0.53BC	3.83±0.67AB	2.60±0.21B	--
南酸枣		3.80±0.87BCbc	6.08±0.58Aa	4.74±0.33Aab	3.17±0.65ABb	--
木荷		3.69±0.41ABC	4.06±0.45BC	3.67±0.51AB	4.22±1.39AB	--
石栎		4.04±0.41ABC	3.62±0.28C	3.31±0.11B	2.99±0.14AB	3.30±0.30
米楮		4.57±0.34ABab	4.89±0.23ABa	4.80±0.24Aab	4.11±0.22Abc	3.80±0.29c
栲树		4.61±0.46A	3.90±0.25BC	4.10±0.40AB	3.24±0.33AB	3.39±0.30
山鸡椒	分枝级数	2.71±0.17Ba	2±0.16Db	2.14±0.15Db	1.91±0.14CDb	--
檫木		1.83±0.09C	1.58±0.12D	1.60±0.11E	1.79±0.11DE	--
南酸枣		1.69±0.15Cbc	2.00±0.22Dab	2.21±0.13CDa	1.32±0.11Ec	--
木荷		3.15±0.22B	2.94±0.13B	2.67±0.33BC	2.67±0.33AB	--
石栎		3.23±0.34Ba	2.50±0.15Cb	2.91±0.11Bab	2.43±0.15BCb	2.93±0.16Bab
米楮		4.00±0.20Aa	3.55±0.10Ab	3.80±0.12Aab	2.63±0.14Bc	3.70±0.15Aab
栲树		3.00±0.26B	2.85±0.12BC	2.63±0.13BCD	3.25±0.16A	2.90±0.14B
山鸡椒	当年生长长 (cm)	33.83±2.37BC	32.93±3.59B	38.14±3.31B	32.33±4.47AB	--
檫木		39.92±1.13ABb	58.00±4.06Aa	23.33±1.89Cc	21.13±2.88BCc	--
南酸枣		56.67±5.20Ab	52.83±5.06Ab	70.89±3.33Aa	35.08±4.75Ac	--
木荷		16.79±1.26Dab	18.50±1.65CDa	12.67±1.15Ebc	8.33±1.20Dc	--
石栎		29.45±3.00Ca	23.00±2.17BCab	22.78±1.41CDab	19.48±1.53BCb	8.00±2.05c
米楮		20.88±2.64D	15.46±1.24D	17.52±1.17D	16.66±0.85C	13.41±1.64
栲树		36.43±6.27BC	23.00±1.71BC	22.13±2.45CD	23.29±1.15AB	15.33±3.26
山鸡椒	枝倾角 (°)	25.41±2.28C	30.05±3.10C	25.44±4.41B	29.70±2.94AB	--
檫木		28.83±2.73BC	30.5±4.02C	28±4.04AB	21.56±3.76B	--
南酸枣		42.29±4.26A	54.50±9.90A	34.69±2.24AB	41.21±4.71A	--
木荷		38.8±4.44AB	45.61±4.74AB	30.21±3.56AB	40±12.58A	--
石栎		37.56±7.24AB	47.48±4.13AB	34.07±2.91AB	36.40±2.86A	33.00±9.93
米楮		40.35±3.03A	44.60±3.03AB	39.20±2.52A	36.16±1.98	34.88±2.85
栲树		34.07±2.93ABC	35.91±4.30BC	28.40±4.37AB	27.79±4.96AB	28.44±3.65

注：表中数值为平均值±标准误；对不同样地同一树种的相同指标间的差异进行了检验，如图中小写字母所示，不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)；同时对同一样地不同树种相同指标间的差异进行了检验，如图中大写字母所示，不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)

表 6-1 (2) 各样地主要树种分枝特征

Fig. 6-1 (2) The branching characteristics of the main species in the different plots

树种	构型 参数	样地				
		III	II	I	IV	V
山鸡椒	上层叶 倾角主 要范围 (°)	[-15,-30], [30,50]	[-20,-30] [20,30]	[-20,-30] [20,30]	[-20,-10], [10,30]	--
檫木		[30-60]	[-30,-10], [20-40]	[-30,-15], [15,45]	[-10,30]	--
南酸枣		[20,50]	[-20,45]	[20,50]	[-20,40]	--
木荷		[-20,-10], [20-50]	[-50,-40], [20-40]	[-40,-30] [20-40]	[5,30]	--
石栎		[-30,-20], [20,40]	[-15,-10], [10,40]	[-20,-10], [10,30]	[-30,-20], [5,15]	[-15,15]
米槠		[-30,-20], [30,50]	[-30,-20], [20-40]	[-30,-10], [15-45]	[-20, 20]	[-20,20]
栲树		[-40,-15], [15,25]	[-45,-20], [20,30]	[-20,-10], [5,30]	[-20,20]	[-15,15]
山鸡椒		0.55±0.01ABa	0.36±0.01Bb	0.39±0.03ABb	0.61±0.04a	--
檫木		0.42±0.03Ba	0.28±0.02Cb	0.37±0.05Bab	0.52±0.09a	--
南酸枣		0.68±0.05Aa	0.39±0.02Bb	0.43±0.04ABb	0.49±0.13ab	--
木荷	冠深 比	0.70±0.04A	0.55±0.08A	0.50±0.12AB	--	--
石栎		0.82±0.11Aa	0.52±0.05Abc	0.50±0.03ABbc	0.71±0.07ab	0.38±0.06c
米槠		0.79±0.05Aa	0.60±0.02Ab	0.55±0.01Abc	0.67±0.07ab	0.43±0.05c
栲树		0.69±0.00Aa	0.61±0.03Aab	0.45±0.03ABb	0.48±0.10b	0.40±0.09b
山鸡椒		0.34±0.01ab	0.23±0.01Bb	0.28±0.01Cb	0.41±0.05Ca	--
檫木		0.44±0.03a	0.27±0.02Bb	0.32±0.03BCab	0.49±0.05BCa	--
南酸枣		0.46±0.10b	0.38±0.03Ab	0.48±0.06ABb	0.79±0.06Aa	--
木荷	冠幅 比	0.43±0.10	0.34±0.05A	0.49±0.11A	--	--
石栎		0.41±0.14	0.41±0.04A	0.31±0.03C	0.41±0.05C	0.43±0.05
米槠		0.40±0.05	0.43±0.01A	0.42±0.02ABC	0.53±0.05ABC	0.59±0.04
栲树		0.34±0.07b	0.36±0.02Ab	0.49±0.04Aab	0.66±0.06ABa	0.46±0.08ab

注：表中数值为平均值±标准误；对不同样地同一树种的相同指标间的差异进行了检验，如图中小写字母所示，不同字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）；同时对同一样地不同树种相同指标间的差异进行了检验，如图中大写字母所示，不同字母表示差异显著（ $P<0.05$ ）

表 6-2 主要树种叶片特征

Fig. 6-2 The leaf characteristics of main species

树种	叶片/小叶长度 (cm)	叶片/小叶宽度 (cm)	备注
山鸡椒	4-11	1.5-3	
檫木	9-20	6-12	
南酸枣	5-14	1.5-4	具小叶 7-13 枚
木荷	8-14	3-5	
石栎	7-12	2.5-4	
米槠	6-8	2-3	
栲树	6.5-12	2-3.5	

(浙江植物志编辑委员会 1993)

2.3 构型指标相关性分析

相关性分析表明 (图 6-1), 总体分枝率与逐步分枝率 $R_{1,2}$ ($p<0.001$)、当年生枝条长度 ($p<0.05$)、枝倾角 ($p<0.05$)、叶倾角 ($p<0.05$) 呈显著正相关。分枝级数与当年生枝条长度呈极显著负相关 ($p<0.0001$)。叶倾角与当年生枝长呈显著正相关 ($p<0.05$)。

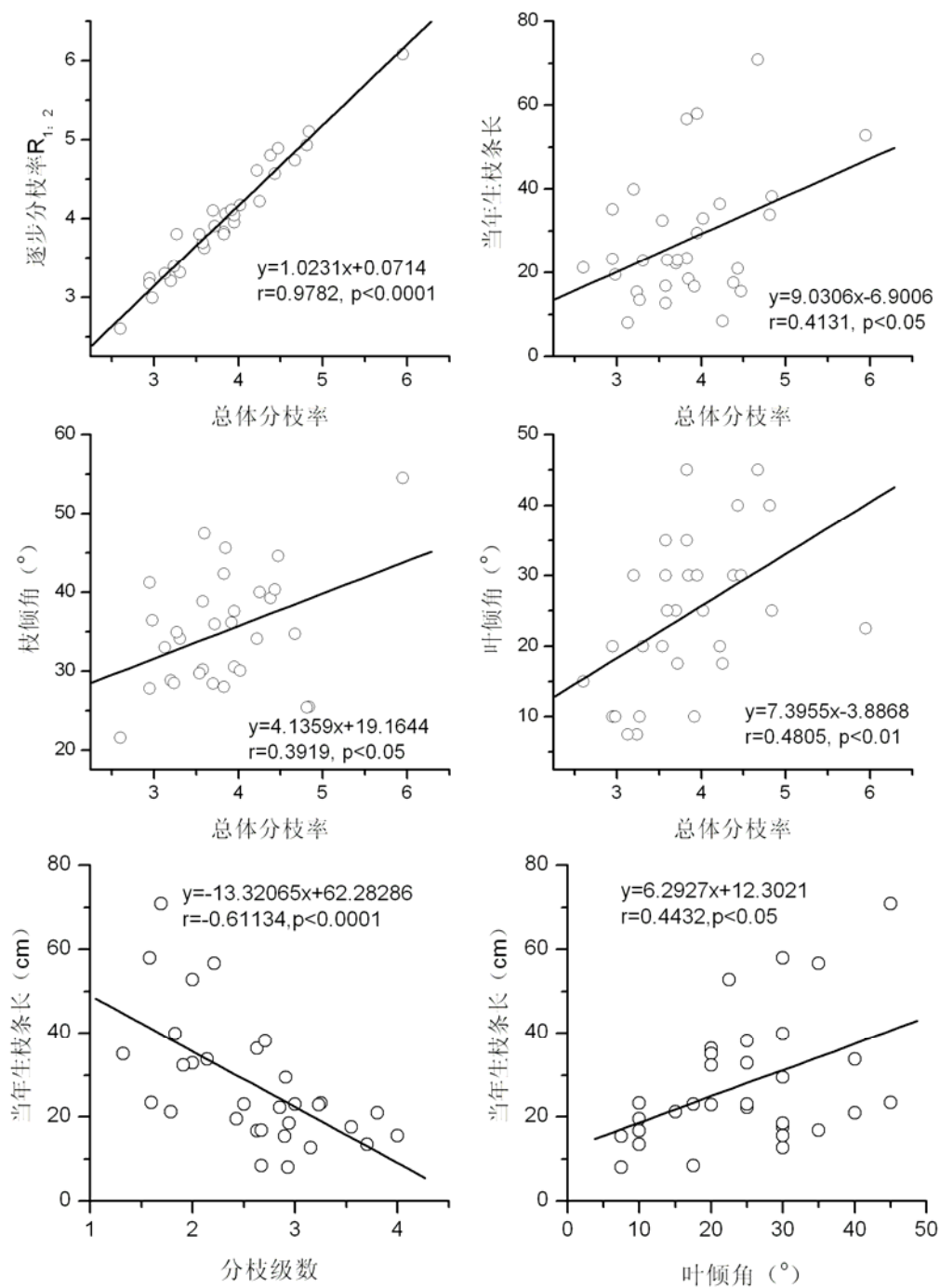


图 6-1 构型指标间相关关系

Fig. 6-1 Relationships between indexes of crown architecture

3 讨论

3.1 不同树种的分枝策略

每种植物都有一个独特的构型形成机制(孙书存和陈灵芝 1999a), 那是物种

在漫长的进化过程中与外界相适应的结果，反映了其对光照的竞争策略和能力。而树种构型的多样性促进了物种的共存(Aiba & Nakashizuka 2005)。

喜阳树种通常具有简单的分枝结构和较浅的树冠，利于在光照充足的生境下快速生长(Aiba & Nakashizuka 2005)。本研究中落叶迁入种幼树分枝级数少，枝系结构较为简单，树冠扁平（冠深比小，冠幅较大），当年生枝条长，叶倾角较大，这些是对充足光照条件长期适应的结果。在树冠分枝结构的构建方面投资较少，主要将资源投入于枝条的生长，即采取高获取低消耗的积极的生存策略，从而使得落叶迁入种在植被恢复初期占据优势。但不同的落叶树种获取光照的策略也不相同，主要体现在对分枝格局和叶片大小之间的权衡。

檫木构型极为简单，分枝率最低，分枝级数最高仅为 2 级，从而采取大的叶片面积增加其水平叶面积，有利于获取光照，以维持较快的生长速率。枝系结构简单的树种为了更有效地截收光照，往往在稀少的枝系上具有较大的叶片面积(Seino 1998; White 1983)，其通常的适应对策是将同化物资投入到植株的高生长中，以便更快地获取光资源，多为早期演替阶段树种(Steingraeber 1979)。檫木叶片常集生枝顶，叶片长 9-20cm；宽 6-12cm，为本研究中树种单叶叶片最大(浙江植物志编辑委员会 1993)。另外，据观察，檫木具有一个较为独特的构型特点，即枝的转向。一般认为，顶端优势的解除和光线作用引起生长素的再分布式枝条转向的生理基础；侧枝，特别是下部侧枝在生长过程中，由于自身的次生生长，并受到自身重量和其他外界因子的影响，枝条中部向水平方向倾斜，末端由于向光性，又向上弯曲(孙书存和陈灵芝 1999b)。这种现象在檫木幼树中非常明显，末端与水平夹角竟为 80 多度，几近于垂直。这不仅直接改变了枝的位置，还间接改变了其上所有分枝与叶的位置，从而使下部枝条避免了上部的直接压迫，对植株内部构型的调整非常重要(孙书存和陈灵芝 1999b)。我国暖温带落叶阔叶林的主要优势种辽东栎同样也具有这个特点(孙书存和陈灵芝 1999b)。

山鸡椒和南酸枣具有大的分枝率，分枝结构较檫木复杂，为了减少叶片间的相互遮蔽并增加光照截取面积，采取了较小的叶面积（小叶面积）的策略。另外，南酸枣具有最大的枝倾角，可迅速进入群落上层。

耐荫树种通常具有复杂的分枝结构和较深的冠幅，利于在郁闭环境中提高个体捕光能力(Aiba & Nakashizuka 2005)。本研究中常绿维持种幼树具有较多的分枝级数，冠幅宽厚，当年生枝长较短，叶倾角较小等，即具有对树冠分枝结构的高投入，从而减少对枝条生长的投入，这是耐荫植物对隐蔽环境长期适应的低获

取高消耗的保守型生存策略。从而使得常绿维持种在恢复初期生长较为缓慢,然而,却是其成为恢复后期优势种和林内伴生种的重要手段。另外,虽然常绿树种幼树分枝级数多,但总体分枝率和逐步分枝率 $R_{1,2}$ 却低于分枝级数较少的南酸枣和山鸡椒,这是因为喜阳物种的生存对策是以最小的机械支持代价获得最大的叶面积指数(Horn 1979, 孙书存和陈灵芝 1999)。

不同的常绿维持种获取光照的策略也不相同,各构型参数之间具有一定的交换性。米楮枝系结构最为复杂,分枝率较大,分枝级数最多,最高为 5 级,采用较小叶片面积的方式,充分利用垂直空间获取光照,并利用较大枝倾角,可快速进入林冠上层,而且树冠冠深和冠幅比较大,具有较强的排挤竞争对手的能力(宋坤 2007),因此,米楮能够在受损植被恢复初期在水平和垂直空间成就自身优势地位。石栎和栲树,枝系结构较为复杂,当年生枝条、枝倾角、叶片大小中等。而木荷枝系结构较为复杂,树冠较窄小,叶片面积较大,当年生枝条长度小,以期通过较大的枝倾角向上生长以获取光照。

由于树种分枝格局的不同,减少了物种间对光资源的竞争,从而在群落中共存(Yokozawa *et al.* 1996)。

3.2 分枝格局的可塑性及对恢复格局的解释

虽然植物的构型主要由遗传因素所决定,但植物个体的构型决定于分生组织,而分生组织的生长对外界生境条件敏感(Watson *et al.* 1995),因此,构型具有很强的可塑性(Preston 1999)。甚至有研究认为光照条件是决定植株形态的限制因素,木本植物地上部分的形态差异可能主要是对光照条件的潜在适应能力所致(Küppers 1989; Seino 1998; 陈波等 2002)。此外,温度、湿度、昆虫(Alonso & Herrera 1996; Rudgers & Whitney 2006)和寄生虫(Lara *et al.* 2008)、竞争等因素(Küppers 1989; Preston 1999; 陈波等 2002)均有可能引起枝系的变动。

在本研究中,光照是影响树种植冠构型的主要因素。在光照条件充足条件下,植物由于高度的增加,需要大量的非光合组织来支持光合组织并保证光合产物的运输(孙书存和陈灵芝 1999),因此,植物倾向于采取高分枝率,较小枝叶倾角以最大程度的获取光资源,但当光照太强,会对植物体产生伤害时,植物会扩大叶倾角,尤其是上层顶端叶片以减少强光直射。在干扰强度最大,光照最强,植株密度较小的样地III中,植物分枝结构复杂(分枝率、分枝级数较大)、枝条较长,枝倾角较大、叶倾角最大,从而利于在强光照条件下快速生长并自我保护不

受强光损伤。

生活在森林群落下层或隐蔽生境下的植物倾向于采取的生存对策是：降低分枝率从而尽可能减少叶片之间的遮蔽，同时减小枝倾角和叶倾角，植冠相对平展，有利于扩大获取林下光资源的面积(Steingraeber 1982; 陈波和达良俊 2003)，并减少自身维持的消耗。在本研究中除木荷外，其余树种分枝率在样地Ⅳ和Ⅴ中最低，且枝倾角较小，当年生枝条最小。因此，样地Ⅳ和Ⅴ中更新层木本植物高度较小。但样地Ⅳ中山鸡椒的枝倾角较大，略小于样地Ⅱ，平均为 29.70° ，表现出一定的高生长趋势。

生活在植株密度大，光照竞争激烈的生境中，植物倾向于采取较高分枝率，大枝倾角，长枝条的方式，以迅速的高生长占据上层空间，摆脱在群落内的压迫地位。光照较为充分，但植株密度最大，竞争最为强烈的样地Ⅱ中，各树种主要枝倾角均为最大，大多树种分枝率和当年生枝条为中等水平，群落高生长显著。

样地Ⅰ中由于灌木层的保留，原有优势种米槠大多位于群落的上层，而落叶迁入种分布于光照充足的林缘等地，因此，其主要枝倾角较大，当年生枝条较长，植株得以快速生长。木荷、石栎、栲树多位于群落下层，其枝系结构比较简单，枝叶倾角也较小，生长较为缓慢。因此，样地Ⅰ中各树种间构型差异最为显著。

从各树种在不同样地中的植冠构型可以看出，树种分枝结构随外界环境具有一定的可塑性。其中南酸枣在各样地间差异最为显著，构型可塑性极高，各构型参数对外界环境变化非常敏感；其次为米槠和石栎，其分枝率和分枝级数随光照条件变化明显；而山鸡椒、檫木和栲树在各样地间构型较为稳定。

植物在种群、个体以及枝系水平上的分枝率稳定与否曾被广泛关注。早期的研究认为一个树种的分枝率趋于常数并与环境条件无关，目前的研究认为植物种分枝率稳定的结论并不成立，光照是决定植株形态的限制因素(陈波等 2002)。我们认为植物种的分枝率并不是稳定不变的，它随光照条件发生变化以最大限度的获取资源，然而这种变化是在一定的范围以内，而这些是由植物自身遗传因素所决定。

4 小结

落叶迁入种幼树具有分枝级数少，枝系结构较为简单，冠形指数小，当年生枝条长，叶倾角较小等喜阳植物的典型特点，采取高获取低消耗的生存策略，利于在光照充足的生境下快速生长，从而在受损常绿阔叶林恢复初期占据优势。而

常绿维持种幼树具有较多的分枝级数，冠形指数较大，当年生枝长较短，叶倾角较小等耐荫植物的特点，利于在郁闭环境中提高个体捕光能力，采取低获取高消耗的生存策略，因此在受损常绿阔叶林恢复初期其生长优势较落叶迁入树种较弱，但在恢复后期，此生存策略将是使其成为优势种和林内伴生种的重要手段。种组内各主要树种也采取不同的分枝格局，这减少了物种间对光资源的竞争，从而在群落中共存。

光照是影响树种植冠构型的主要因素。植物通过改变自身构型适应外界环境，以最大限度获取光照资源，并与自身维持消耗以及强光下保护相平衡，以得到收益最大化。干扰最大，光照最强，植株密度较小的样地Ⅲ中，植物分枝率中等，枝倾角较大、枝条较长，叶倾角最大，从而利于在强光照条件下快速生长并自我保护不受强光损伤。干扰较小的样地Ⅳ和对照样地Ⅴ中的植物分枝率低，枝倾角和叶倾角小，植冠相对平展，有利于在隐蔽生境下增加其获取林下光资源的面积，并减少自身维持的消耗。植株密度最大，光照竞争最为激烈的样地Ⅱ中，植物分枝率较高、枝倾角大、枝条较长，有利于在高植株密度的样地中占据空间，加速生长，增加竞争力。样地Ⅰ中由于光照条件异质性大，各树种构型间差异较大，其中，由于米槭位于群落的上层，落叶树种位于光照充足的林缘等地，因此，其主要枝倾角较大，当年生枝条较长，植株得以快速生长。木荷、石栎、栲树多位于群落下层，其枝系结构比较简单，枝叶倾角也较小，生长较为缓慢。

第七章 总结

对干扰下常绿阔叶林恢复动态过程以及形成和维持机制的研究是生态恢复实践的基础。只有在充分了解后,才能更好地控制常绿阔叶林生态系统退化过程,加速退化生态系统的恢复。

本研究通过模拟中国东部地区四种常见的干扰方式,对常绿阔叶林自然恢复五年的物种组成、群落结构、生境因子动态变化进行了追踪调查,阐明受损常绿阔叶林恢复格局及动态过程及主要限制因子,并通过对主要树种构型和叶性特征及其生态适应策略的探讨,揭示了恢复初期格局的形成及其恢复机制。主要结论如下:

1. 不同受损程度常绿阔叶林恢复格局及动态

(1) 5年生境因子追踪监测结果显示,随干扰程度的增加,样地中各层次光照、空气和土壤平均温度、日较差升高,土壤湿度下降。并随恢复的进程,各样地中生境环境与对照之间的差异逐渐减少。

(2) 根据物种在恢复过程中出现和消失的情况,把各物种分为四个种组:①维持种,干扰前存在,干扰后未消失的物种,主要为萌枝能力强的演替后期常绿树种,如米槠、栲树、青栲、青冈、石栎、木荷等,以及样地 I 和 IV 中所保留的物种;②消失种,干扰前存在,干扰后消失的物种,主要为萌枝能力弱,种子来源少的,往往存在于成熟常绿阔叶林中的树种,如东南石栎、小叶青冈等;③迁入种,干扰前不存在,干扰后出现的物种,主要为阳性落叶先锋物种,随干扰后群落内光照的改善,其种子通过鸟类或风传播而迁入,种群数量激增,如白背叶、山鸡椒、羊角藤等;④一过性物种,干扰前不存在,在样地恢复过程中出现,然后又消失的物种,主要为阳性落叶物种,如样地 II 的盐肤木,样地 III 的长刺楸木等。

由于消失种少,维持种和迁入种的大量存在,使得演替后期物种与演替前期物种共存,物种丰富度高于干扰前的顶级群落,这符合 Connell 的演替早期多样性高的假说和 Egler 的初始植物区系组成说。

(3) 根据不同干扰下植物群落恢复初期格局,可将各干扰样地分为 4 种恢复类型。①更新促进型(样地 I),去除乔木层后光照的增加使得林下米槠、石栎等常绿阔叶树种得到释压而迅速生长。②更新抑制型(样地 IV),林下植被的去除导致耐荫蕨类的大量繁殖,并占有很大优势,阻碍了木本植物的更新和生长。③

演替促进型（样地Ⅱ），充足的光照，丰富的外来种源、原有物种的萌枝库、土壤种子库以及良好的土壤条件，使得群落迅速进入次生演替过程。④演替迟滞型（样地Ⅲ），枯枝落叶层和表土层的去除导致种子库的破坏以及土壤养分的贫瘠，从而抑制了部分先锋物种的定居，或生长、繁殖，物种丰富度低于其他样地，且恢复速率明显落后于样地Ⅱ。

受损常绿阔叶林恢复初期 4 种不同恢复格局的出现，为本地区存在“多途径演替”假说提供了成因论方面的佐证。另外，由于对长期人为干扰的适应，大多常绿树种具有强大的萌枝能力，使得在受损群落恢复初期即出现顶级树种，这可大大缩短甚至跨越一般次生演替所要经历的以落叶先锋树种为主的演替早期阶段，从而快速进入演替中期。

2. 主要树种种群特征、叶性状及构型

为了阐明恢复格局、动态过程的形成机制，针对恢复初期干扰样地中的两个种组，迁入种和维持种，选择其中 7 个主要树种，从种群特征、个体叶性状（最大净光合速率、比叶面积、叶氮磷含量）和构型方面进行了详细分析。迁入种中选择落叶的山鸡椒、檫木和南酸枣为主要树种，维持种以常绿的木荷、石栎、米槠和栲树为研究对象。为体现种组以及生活型的区别，以下将两大种组分别称为落叶迁入种和常绿维持种。

（1）落叶迁入种由于其喜阳的特性以及种子主要靠风力和鸟类散布，从而在干扰后导致大量侵入，分布范围的扩大以及种群数量的大爆发。各干扰样地中落叶迁入种种群大小受光照条件和土壤养分条件的限制。对常绿维持种而言，萌枝繁殖是主要的更新方式，干扰后种群大小主要取决于干扰前种群大小，萌枝能力。除土壤种子库缺失、土壤养分贫瘠的样地Ⅲ外，其他干扰样地中常绿维持种各主要树种得到较好的恢复。

在受损常绿阔叶林恢复初期，落叶迁入种高生长速率大于常绿维持种，但在样地Ⅲ中落叶迁入种和常绿维持种生长速率差异最小，尤其米槠和栲树常绿萌生植株高生长速率高于落叶实生植株。

（2）随着干扰程度的增加，光照强度的增加，使得植物转化光能，获取碳资源的能力增加，因此生长速率得到提高，同时形成小而厚的叶片，以防止强光伤害。

不同的树种响应干扰所采取的生存对策也不相同，从而在植被恢复初期占据不同的地位。落叶迁入种山鸡椒采取高资源获取能力、高生产力的策略以保证迅速生长，在植被恢复早期占据竞争优势。常绿维持种光合速率较低，需要通过足

够长的时间来补偿叶片建成消耗和维持自身消耗。其中木荷具有较高光合速率，对环境适应性强。石栎和米槠光合速率中等，对环境可塑性高，其中石栎具有较高的利用强光的能力和自我保护机制，米槠主要依靠较大的叶面积指数，使得整体光合生产能力较强，从而具有高的生长速率，成为各干扰样地中的重要优势种。栲树光合速率低，利用高光强的能力弱，因此生长速率较低。

(3) 不同的树种采取不同的构型获取光照资源以维持自身生长的同时，可做为其竞争策略之一。

落叶迁入种幼树分枝级数少，枝系较为简单，冠形指数小，当年生枝条长，叶倾角较小，利于在光照充足的生境下快速生长，从而使得落叶树种在植被恢复初期占据优势。而不同的落叶树种通过改变分枝格局和叶片大小，从而具有不同的获取光照的策略。檫木分枝率、分枝级数、树冠深度均最小，采取大的叶片面积增加其水平叶面积，并通过长枝条以扩大冠幅，获得较快的生长速率，从而在恢复初期成为优势树种。山鸡椒和南酸枣具有大的分枝率、长枝条、较少的分枝级数，并采用较小的叶面积（小叶面积）以减少叶片间的相互遮蔽；其中南酸枣枝倾角最大，可迅速进入群落上层。

常绿维持种幼树具有较多的分枝级数，冠形指数较大，当年生枝长较短，叶倾角较小等耐荫植物的特点，利于在郁闭环境中获取光照。不同的常绿维持种获取光照的策略也不相同，各构型参数之间具有一定的交换性。其中米槠枝系结构最为复杂，分枝率较大，最大分枝级数为 5 级，采用较小叶片面积的方式，充分利用垂直空间获取光照，并利用较大枝倾角快速进入林冠上层，而且其树冠深、冠幅大具有较强的排挤竞争对手的能力，从而在水平和垂直空间成就自身优势地位。石栎和栲树，枝系结构较为复杂，树冠深度、当年生枝条、枝倾角、叶片大小中等，叶倾角较小。木荷枝系结构较为复杂，当年生枝条长度小，叶片面积较大，树冠深度较小，以期通过较大的枝倾角向上生长以获取光照。由于树种分枝格局的不同，减少了物种间对光资源的竞争，从而在群落中共存。

由于干扰的不同导致各样地光照条件的不同，使得树种构型产生不同的适应方式。干扰最大，光照最强，植株密度较小的样地Ⅲ中，植物分枝率中等，枝倾角较大、枝条较长，叶倾角最大，从而利于在强光照条件下快速生长并自我保护不受强光损伤。干扰较小的样地Ⅳ和对照样地Ⅴ中的植物分枝率低，枝倾角和叶倾角小，植冠相对平展，有利于在隐蔽生境下增加其获取林下光资源的面积，并减少自身维持的消耗。植株密度最大，光照竞争最为激烈的样地Ⅱ中，植物分枝

率较高、枝倾角大、枝条较长，有利于在高植株密度的样地中占据空间，加速生长，增加竞争力。样地 I 中由于光照条件异质性大，各树种构型间差异较大，其中，由于米楮位于群落的上层，落叶树种位于光照充足的林缘等地，因此，其主要枝倾角较大，当年生枝条较长，植株得以快速生长。木荷、石栎、栲树多位于群落下层，其枝系结构比较简单，枝叶倾角也较小，生长较为缓慢。

3. 群落发展预测

根据主要树种在恢复初期种群结构动态、空间分布及其生物学生态学特性，对群落的短期发展进行了预测：样地 I 以米楮为主的常绿树种的优势将继续扩大，落叶树种零星分布于群落边缘或上层；样地 II 将呈现以落叶树种山鸡椒、檫木、南酸枣与米楮、栲树等常绿阔叶树种混交为主体，部分落叶树种位于群落的上层，林下以常绿树种为主的群落结构；样地 III 和样地 IV 将在较长时间内维持现状，样地 III 以落叶树种占据优势，样地 IV 中林下以常绿阔叶灌木为主。

参照干扰前顶级群落结构，依据干扰样地恢复初期垂直结构特征以及主要树种平均高生长速率对各干扰样地的长期发展进行了预测。结果表明，在恢复初期恢复较为迟滞的样地 III，由于土壤的贫瘠导致落叶树种生长较为缓慢，而常绿萌生植株由于强大的地下器官维持快速生长，从而可跨越常绿落叶混交林阶段而直接进入常绿阔叶林阶段，即较样地 II 更快进入顶级。

植被恢复过程的研究是一个长期的工作。我国东部地区干扰方式、程度的不同，导致退化类型多样，呈现多途径演替，其中的退化机制、限制因子以及恢复机制都需要深入研究。而本研究仅仅针对我国东部常绿阔叶林诸多群落类型中的一个群落，在四种常见干扰下，恢复初期群落格局与动态，并从 7 个主要树种叶性状和构型方面对恢复机制进行了探讨，其中檫木和南酸枣叶性状数据的缺失应尽快进行补充。另外，反映光合特征的指标还很多，并且植物资源利用策略、生活史对策等也是植物生存的重要策略，还需要深入研究，以揭示受损常绿阔叶林恢复动态及机制。并且由于林业政策的限制，本研究所设置的样地面积较小，未能设置重复样地，希望在可行的情况下，可增设实验样地，以进一步分析研究。

附录 1 物种组成及相对优势度

乔木层 (>8m) 各物种组成及相对优势度 (RBA%)

物种	I	II	III	IV				V		
	2003	2003	2003	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
马尾松	-	-	-	13.7*	13.7*	13.4*	13.0*	-	-	-
米楮	32.4*	21.5*	21.9*	11.5*	11.5*	11.6*	11.5*	5.1	5.2	5.3
苦楮	-	-	-	2.9	2.9	2.2	2.2	2.1	2.1	2.1
栲树	-	17.0*	-	-	-	-	-	-	-	-
青栲	-	2.8	-	4.1	4.1	4.1	4.2	0.4	0.4	0.4
青冈	-	-	-	-	-	-	-	6.3	6.3	6.4
石栎	7.1	-	15.1*	7.9	7.9	7.7	7.7	8.0	8.2	8.1
木荷	60.5*	58.7*	57.0*	50.9*	50.9*	52.0*	52.3*	67.5*	67.1*	66.8*
花榈木	-	-	-	-	-	-	-	1.3	1.2	1.2
檫木	-	-	1.3	-	-	-	-	-	-	-
雷公鹅耳枥	-	-	-	-	-	-	-	1.1	1.2	1.2
枫香	-	-	4.7	4.9	4.9	4.9	4.9	5.8	6.0	6.2
白栎	-	-	-	-	-	-	-	2.3	2.3	2.4
黑山山矾	-	-	-	4.1	4.1	4.2	4.2	-	-	-
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

灌木层（1.5-8m）各物种组成及相对优势度（RBA%）

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
马尾松	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	-	-	-	-	-	-	-
杉木	-	-	-	<0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	-
米槠	18.8*	21.4*	35.9*	37.3*	30.3*	-	3.7	4.9	42.2*	-	5.4	5.8	6.9*	-	18.3*	1.9	6.2*	6.8*	6.9*
苦槠	-	-	0.1	0.3	-	-	-	<0.1	0.4	-	-	0.2	-	-	-	-	0.7	0.6	0.3
栲树	1.3	0.9	1.1	0.9	1.2	-	0.8	1.4	3.0	-	1.0	1.8	1.4	-	-	1.2	1.5	1.2	1.4
青栲	1.0	1.4	1.2	1.1	6.9*	-	0.7	0.5	0.4	-	1.3	0.9	0.4	-	-	1.3	0.8	0.5	0.2
青冈	-	-	-	-	1.2	-	0.4	0.2	4.3*	-	-	0.3	-	-	-	-	9.7*	9.0*	8.0*
赤皮青冈	0.6	<0.1	0.1	0.3	0.5	-	-	<0.1	-	-	-	-	0.2	-	-	1.7	-	-	-
小叶青冈	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	-	-
石栎	0.7	1.4	2.8	3.7*	7.0*	-	0.6	0.9	1.2	-	3.9	2.8	1.4	-	17.9*	5.2*	1.0	0.7	1.5
东南石栎	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
香樟	6.0*	7.6*	6.8*	6.5*	7.1*	-	1.2	1.6	1.3	-	2.9	1.2	0.4	-	-	1.5	1.2	1.4	0.6
红楠	-	-	-	-	0.6	-	-	0.1	0.9	-	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-
黄丹木姜子	-	-	0.3	0.4	-	-	-	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.2	0.2
木荷	1.7	0.2	0.3	0.4	1.9	-	1.8	1.6	7.5*	-	1.8	1.8	23.1*	-	-	-	-	-	3.7*
光叶石楠	0.2	0.2	0.2	0.2	-	-	-	-	1.2	-	0.5	0.5	-	-	-	-	-	-	-
刺叶桂樱	2.6	3.0	3.6*	2.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
铁冬青	1.1	1.6	0.4	0.6	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	2.0	0.1	0.1	0.1
杨梅	2.9	3.0	1.5	1.1	11.7*	-	0.2	0.2	7.9*	-	0.7	2.2	5.9*	-	-	3.2*	1.4	1.0	0.9
檫木	-	-	1.0	2.4	-	-	6.0	7.1	-	100.0*	27.8*	12.6*	-	-	-	11.9*	-	-	-
黄檀	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	2.9	0.6	5.8*	-	-	-	-	-	-
拟赤杨	5.0*	5.6*	3.7*	3.0	1.4	10.3	1.6	1.3	1.4	-	-	0.8	-	-	6.1	9.3*	8.0*	8.1*	7.6*

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
南酸枣	-	-	2.2	4.8*	-	66.4*	11.1	8.0	1.3	-	6.2	3.2	-	-	-	3.5*	0.4	0.5	0.6
橄榄槭	0.3	0.3	0.3	0.1	0.8	-	-	<0.1	<0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.1	<0.1	<0.1
枫香	-	-	-	-	-	-	-	-	1.6	-	2.6	1.2	6.8*	-	-	-	-	-	-
雷公鹅耳枥	-	-	-	-	1.0	-	0.2	0.2	1.0	-	-	-	-	-	-	-	0.8	0.7	0.6
杭州榆	-	-	-	-	-	-	0.9	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
拐枣	-	-	<0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
灯台树	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2	0.2
隔药枰	6.5*	6.8*	5.1*	3.3*	5.3*	-	-	-	6.0*	-	-	-	8.3*	-	-	-	11.1*	12.8*	12.2*
细齿枰	6.2*	5.9*	4.4*	3.0	<0.1	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	3.8*	4.7*	4.8*
窄基红褐枰	0.5	0.1	0.2	0.1	-	-	-	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.4	0.5
细枝枰	0.3	0.4	0.2	0.1	0.5	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-	-	1.1	1.4	1.6
油茶	0.1	-	-	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.9*	10.2*	10.6*
连蕊茶	8.4*	8.6*	5.6*	4.1*	7.0*	-	-	0.4	0.8	-	-	0.1	25.0*	-	-	13.1*	7.7*	7.6*	8.0*
杨桐	0.4	-	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	0.1
山矾	7.1*	8.3*	5.0*	3.8*	1.3	-	-	-	1.2	-	-	-	1.0	-	-	-	8.4*	8.6*	9.2*
黑山山矾	7.8*	8.1*	5.9*	4.1*	-	-	-	-	4.0	-	-	-	6.9*	-	-	-	2.0	1.9	2.0
光叶山矾	0.9	1.4	0.5	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6	-	11.5*	2.4	0.9	1.4	1.7
四川山矾	5.7*	3.3*	1.4	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.1	0.1
老鼠矢	8.1*	3.1*	1.7	1.0	2.1	-	0.2	0.1	7.4*	-	-	-	2.2	-	-	3.7*	7.5*	5.4*	3.4*
浙江新木姜子	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
欒木	-	-	-	-	1.2	-	-	0.1	-	-	-	-	0.4	-	25.8*	2.8*	2.4	2.9*	2.9*
亮叶冬青	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2	0.1
短梗冬青	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.5	0.4
皱柄冬青	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
光枝刺叶冬青	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-
冬青 sp1	0.1	0.2	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1	0.1
冬青 sp2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2
马银花	1.1	1.0	0.4	0.3	8.7*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.7	0.6	0.5
乌饭	<0.1	-	<0.1	<0.1	0.2	-	-	<0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	1.3	1.2
米饭花	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.6	-	-	0.6	-	-	-
石斑木	-	-	<0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
八角枫	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.2	0.2
赛山梅	3.4*	5.3*	3.8*	2.7	0.9	23.3*	2.0	1.2	0.6	-	3.7	1.6	0.5	-	-	6.3*	3.4*	2.7*	2.2
山鸡椒	-	-	4.0*	10.2*	-	-	65.7*	67.8*	2.2	-	38.2*	58.4*	-	-	-	6.6*	1.4	1.5	1.5
红脉钓樟	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20.4*	8.6*	-	-	-
山胡椒	-	-	-	-	0.6	-	0.5	0.4	-	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	-	-
莢蒾	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	-	-	-	<0.1	-	-	1.2	0.2	0.2	0.2
白背叶	-	-	0.3	0.5	-	-	0.2	0.2	-	-	-	0.2	-	-	-	3.0	-	-	-
野桐	1.1	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	2.7	-	-	-
映山红	0.1	0.2	<0.1	<0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.2	0.1
大青	-	-	<0.1	-	0.2	-	1.1	0.8	<0.1	-	0.4	2.1	-	-	-	6.1	3.0	3.2	2.5
长刺楸木	-	-	-	-	-	-	0.6	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
化香	-	-	-	-	-	-	0.2	-	0.1	-	0.9	0.3	-	-	-	-	-	-	-
野柿	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
茜草科 sp	-	-	-	-	-	-	0.2	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
香港黄檀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-
苦竹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	0.9	0.7
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	-	100	100	100	100	100

草本层 (<1.5m) 各物种组成及相对优势度 (RD%)

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
马尾松	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.7	0.5	-	-	-	-	-	-	-
杉木	-	0.1	0.4	<0.1	-	<0.1	0.2	0.5	-	-	-	-	0.3	0.5	0.2	0.4	0.3	0.3	0.3
米楮	27.5*	39.0*	20.0*	15.0*	29.7*	12.0*	11.5*	5.5*	10.7*	5.5*	5.7*	0.5	2.0	1.1	1.0	1.6	5.0*	4.6*	4.7*
苦楮	0.6	0.8	1.0	0.5	1.1	0.4	1.0	0.7	1.0	1.6	1.3	0.1	0.3	0.6	0.4	0.7	0.6	0.4	0.2
栲树	0.9	0.8	1.0	0.7	9.2*	1.7	5.5*	5.8*	2.0	2.4	0.1	0.7	1.3	0.3	0.3	0.1	1.6	2.6*	1.9
青栲	0.4	1.0	0.6	0.6	1.5	1.4	1.7	1.2	2.0	1.6	0.9	0.1	0.6	0.7	1.0	0.6	0.2	0.5	0.5
青冈	-	-	-	-	<0.1	0.3	0.4	0.5	0.3	0.7	1.1	-	0.2	0.1	0.1	0.3	0.5	1.4	1.5
赤皮青冈	-	-	-	-	0.1	0.2	0.1	-	-	-	-	-	0.4	0.2	0.2	-	-	-	-
小叶青冈	0.3	-	-	-	1.3	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	<0.1
石栎	1.6	8.8*	1.7*	1.1	2.6	3.2	2.4*	1.6	1.4	5.7*	0.3	2.3	4.1	3.7	2.2*	3.4*	1.6	1.4	1.6
东南石栎	0.1	-	-	-	<0.1	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
香樟	0.3	1.3	0.5	0.2	0.3	0.9	3.5*	2.0*	-	6.7*	1.1	2.2	-	0.4	0.8	0.9	-	-	<0.1
细叶香桂	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-
红楠	1.7	0.1	0.4	0.3	0.9	0.2	0.5	0.2	<0.1	0.3	-	-	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2
黄丹木姜子	0.3	0.3	0.2	0.2	0.1	-	<0.1	<0.1	<0.1	-	-	-	0.1	0.2	0.2	0.5	0.1	0.1	0.2
木荷	0.4	3.9*	1.9*	0.3	0.1	12.6*	1.3	0.6	0.6	13.9*	3.4*	1.9	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2
光叶石楠	0.1	0.3	-	-	-	-	-	-	0.4	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
刺叶桂樱	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
铁冬青	0.1	0.5	0.2	0.2	<0.1	-	-	-	0.1	-	-	-	0.1	<0.1	0.3	-	-	0.1	-
冬青	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.3	-	-	-	0.1	-	-	-
杨梅	0.3	-	-	-	0.3	1.8	<0.1	0.3	1.5	12.1*	7.4*	0.1	0.1	1.3	1.3	0.6	0.1	0.2	0.3
花榈木	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	<0.1	<0.1

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
檫木	0.1	0.9	1.2	0.1	-	3.7*	5.7*	0.3	-	3.8*	5.9*	7.1*	-	0.5	1.8	0.9	-	-	-
黄檀	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	1.2	1.7	0.1	0.6	0.8	0.6	-	-	-
山合欢	-	0.1	0.1	0.1	-	0.3	0.1	0.3	-	6.6*	<0.1	0.3	-	0.2	-	-	-	-	-
拟赤杨	0.1	0.4	2.0*	0.5	-	1.0	1.9	1.2	0.1	0.2	2.6	6.9*	<0.1	0.3	0.6	0.5	0.4	0.9	0.5
南酸枣	-	1.5	1.4	0.3	-	2.2	0.2	0.9	-	2.0	1.8	1.2	-	0.1	0.7	0.6	-	-	-
野漆树	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-
橄榄槭	-	-	-	-	-	<0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	<0.1
梧桐	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1
枫香	-	-	<0.1	<0.1	-	-	<0.1	<0.1	-	5.5*	0.2	<0.1	-	0.2	<0.1	<0.1	-	<0.1	-
雷公鹅耳枥	-	-	-	-	1.7	0.2	0.2	-	0.6	-	-	<0.1	-	-	-	-	-	0.3	0.3
杭州榆	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
拐枣	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	<0.1
油桐	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	0.3	0.3	-	-	-	-	-	-	-
灯台树	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	0.1	-	-	-
隔药柃	0.6	2.5	2.4*	1.5	0.4	0.2	0.7	4.4*	<0.1	0.3	0.1	0.5	0.2	0.1	0.3	0.4	0.2	1.0	2.0
细齿柃	0.3	0.1	0.3	1.6	2.2	0.1	0.6	0.3	1.1	-	0.1	0.7	0.2	0.4	1.7	1.5	0.5	1.3	1.4
窄基红褐柃	0.1	0.7	1.7*	1.7	0.7	-	-	-	0.9	-	0.1	0.3	0.9	-	-	-	0.2	0.9	0.9
细枝柃	-	0.5	1.1	1.2	<0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	0.3
柃 sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-
油茶	0.1	0.6	0.7	1.1	0.2	-	0.5	0.9	-	-	-	-	0.1	-	-	-	7.3*	10.1*	14.5*
茶	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1	<0.1	-	-
连蕊茶	4.8	3.3	7.4*	6.7*	1.9	0.9	3.9*	4.0*	0.6	0.3	0.2	0.6	1.7	4.5	13.3*	13.9*	2.8	10.3*	9.2*
杨桐	0.1	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	0.2	-
山矾	5.0	2.0	2.5*	4.7*	2.5	0.4	1.1	4.0*	0.3	0.6	-	0.1	0.2	0.1	1.1	1.1	4.2*	8.3*	12.1*

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
黑山山矾	0.4	0.4	0.5	0.6	0.2	-	0.1	0.2	0.3	-	-	-	0.9	0.1	0.1	0.2	0.1	1.3	0.8
光叶山矾	-	0.3	0.9	2.1*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.7	0.2	0.2	0.1	0.3	0.5
四川山矾	0.1	<0.1	0.5	0.2	0.1	-	-	-	0.1	0.3	0.5	1.3	-	-	-	-	-	-	-
老鼠矢	0.5	0.9	2.0*	1.9*	0.5	0.1	-	<0.1	0.4	-	-	0.5	0.2	0.6	0.9	0.5	0.4	0.9	0.5
紫金牛	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2	-	-	-
朱砂根	-	0.2	0.3	0.2	-	-	<0.1	<0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1	0.1
红凉伞	1.6	0.6	1.0	1.5	0.9	0.1	0.6	0.7	0.9	-	-	<0.1	2.2	2.2	0.9	3.6*	0.9	1.4	0.9
杜茎山	0.3	-	0.1	0.1	-	-	-	-	<0.1	-	-	<0.1	0.1	0.3	0.5	0.8	0.1	-	-
胡颓子	-	<0.1	0.1	0.4	0.9	0.3	0.1	0.1	0.6	0.6	0.3	0.6	0.1	0.2	0.4	1.2	7.2*	0.3	0.2
浙江新木姜子	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	<0.1	0.1	0.1
檵木	-	-	-	-	-	0.4	0.3	-	-	-	-	-	0.2	0.4	0.4	0.2	0.1	-	<0.1
亮叶冬青	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.7	0.2
短梗冬青	-	0.2	1.0	0.6	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	0.2	0.5	1.3
皱柄冬青	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.1	-	-	-	-
光枝刺叶冬青	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-
冬青 sp2	-	<0.1	0.3	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
赤楠	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
马银花	0.1	0.1	-	0.2	0.1	0.1	0.3	1.2	0.2	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-
乌饭	-	0.2	1.7*	0.5	-	<0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-
米饭花	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.2	<0.1	-	-	-
寒莓	0.2	-	0.1	0.1	<0.1	<0.1	0.4	0.1	<0.1	-	-	<0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	-	-
太平莓	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	0.1
腺叶桂樱	-	0.2	0.7	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
石斑木	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
茅栗	-	<0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.2	0.3	-	-	-
赛山梅	0.1	0.3	0.4	0.9	0.9	3.3	0.8	0.4	-	3.1*	3.0*	1.2	0.3	2.3	2.1*	0.3	0.2	0.2	0.2
山鸡椒	-	1.3	5.6*	0.9	-	19.7*	25.8*	2.8*	-	16.4*	41.2*	13.6*	-	0.1	0.8	0.5	-	-	-
红脉钓樟	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.6	0.5	0.2	-	-	-
山胡椒	-	-	-	-	-	0.2	-	-	0.1	-	-	-	1.5	-	-	-	-	-	-
莢蒾	-	-	-	-	0.1	<0.1	0.1	0.2	-	-	-	<0.1	0.3	0.9	1.2	0.6	0.3	<0.1	<0.1
白背叶	-	0.4	0.4	0.1	-	1.1	1.5	1.4	-	0.3	2.0	1.2	-	0.3	1.2	1.1	-	-	-
野桐	-	0.3	0.5	0.2	-	-	-	-	-	0.2	1.3	1.1	-	0.1	0.5	0.3	0.2	-	-
算盘子	-	-	-	-	-	<0.1	0.1	0.1	-	<0.1	0.1	0.3	-	-	-	-	-	-	-
映山红	0.7	0.2	0.3	0.3	-	0.1	0.2	1.0	-	-	-	-	-	-	0.1	0.6	-	0.4	0.3
大青	-	<0.1	0.7	0.6	-	1.7	0.6	0.6	-	2.2	4.3*	2.8*	<0.1	0.2	0.7	0.9	0.5	1.3	0.8
盐肤木	-	-	-	-	-	<0.1	0.4	-	-	0.2	0.2	0.2	-	-	-	-	-	-	-
长刺楸木	-	-	-	-	-	<0.1	0.2	-	-	<0.1	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-
化香	-	-	-	-	-	<0.1	<0.1	0.1	-	1.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
野柿	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-
复盆子	-	-	1.3	1.1	-	-	0.4	0.3	-	-	-	-	-	-	9.3*	9.7*	-	-	-
山莓	0.1	0.3	3.1*	5.6*	-	0.1	2.5*	8.0*	-	0.3	1.9	5.5*	-	1.0	8.2*	13.0*	0.4	0.5	1.0
藤葡蟠	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	0.1
茜草科 sp	-	-	-	-	-	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1
菝葜	0.7	0.6	5.4*	10.0*	0.1	0.8	1.0	1.6	0.1	1.0	0.9	1.9	6.1	1.6	2.4*	3.5*	0.2	5.0*	1.1
暗色菝葜	0.7	0.1	0.4	4.3*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3	3.6*	2.3
土茯苓	-	0.6	0.6	2.4*	-	1.2	0.6	1.0	-	0.6	1.3	2.8*	0.2	1.1	0.9	1.0	0.2	-	0.7
络石	0.1	-	-	-	0.1	-	-	<0.1	-	-	-	-	1.4	1.2	0.1	0.1	3.3	3.5*	5.3*

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
白花野木瓜	0.3	-	1.0	2.8*	1.4	0.3	0.3	4.6*	0.1	-	-	-	<0.1	-	-	-	1.6	1.3	1.7
羊角藤	-	-	2.1*	1.8*	-	-	0.5	5.8*	-	0.5	<0.1	0.2	-	-	0.4	1.0	0.7	1.7	2.1
珍珠莲	-	-	0.1	0.1	-	-	<0.1	<0.1	-	-	-	-	-	0.1	1.3	1.7	0.3	0.4	0.9
南五味子	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5	1.0	-	-	-
金银花	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-
冠盖藤	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.1	-	-	-
广东蛇葡萄	-	-	1.7*	3.7*	-	-	6.8*	12.6*	-	-	0.9	0.7	<0.1	-	4.8*	7.1*	-	3.3*	1.7
香港黄檀	-	<0.1	0.1	0.1	2.6	0.3	0.7	6.3*	<0.1	1.0	1.2	1.3	-	-	-	-	0.1	3.4*	0.6
鄂西清风藤	-	0.1	1.6*	2.2*	-	-	1.6	7.6*	-	-	2.3	19.4*	-	-	-	-	-	0.3	0.3
南蛇藤	-	2.1	-	-	-	13.3*	-	-	-	-	-	-	-	1.1	1.9	1.9	-	-	-
红腺悬钩子	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.3	0.1	-	-	-
求米草	-	-	<0.1	<0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-
淡竹叶	-	2.7	1.8*	0.7	-	2.2	1.9	0.5	-	-	0.5	1.2	0.1	0.4	3.1*	0.5	0.4	0.1	0.3
五节芒	-	0.5	0.5	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
苦竹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	1.7	1.0
苔草	0.1	-	0.1	0.1	0.1	0.1	0.9	0.2	-	-	0.1	0.6	0.1	0.6	0.2	0.3	1.2	0.4	0.6
麦冬	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	-	-
千里光	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.3	-	-	-
尖叶薯蓣	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-
过路黄	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-
鳞毛蕨	14.4*	3.2	3.1*	3.2*	14.4*	1.1	3.0*	2.5*	6.2	0.1	0.1	0.1	6.0	13.0*	16.5*	4.7*	6.1*	4.8*	3.6*
狗脊	28.9*	12.0*	9.6*	5.3*	19.2*	9.3*	4.3*	3.2*	12.2*	0.1	0.5	1.3	67.2*	48.4*	8.4*	11.9*	31.3*	10.5*	11.0*
里白	-	1.0	-	-	1.2	<0.1	0.2	1.4	52.5*	-	-	2.4*	-	0.9	-	-	15.8*	6.1*	6.9*
芒萁	4.7	0.5	1.2	5.6*	0.3	-	0.1	0.1	2.1	-	1.8	10.5*	0.1	-	1.5	0.7	-	-	-

物种	I				II				III				IV				V		
	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2004	2006	2008	2003	2006	2008
蜈蚣草	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	-
金星蕨	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.1	-	-	-	-	-
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

附录 2 样方调查记录的植物名录

科	属	种
常绿针叶树		
松科 Pinaceae	松属 Pinus	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>
杉科 Taxodiaceae	杉木属 Cunninghamia	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>
常绿阔叶乔木		
壳斗科 Fagaceae	栲属 Castanopsis	米楮 <i>Castanopsis carlesii</i>
		苦楮 <i>Castanopsis sclerophylla</i>
		栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>
	青冈属 Cyclobalanopsis	细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>
		青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>
		赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>
		小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>
	石栎属 Lithocarpus	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>
		东南石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>
		樟科 Lauraceae
樟科 Lauraceae	樟属 Cinnamomum	香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>
		细叶香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>
		润楠属 Machilus
木姜子属 Litsea	木姜子属 Litsea	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>
		黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>
		木荷 Schima
山茶科 Theaceae	木荷属 Schima	木荷 <i>Schima superba</i>
蔷薇科 Rosaceae	石楠属 Photinia	光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>
		李属 Prunus
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 Ilex	刺叶桂樱 <i>Prunus spinulosa</i>
		铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>
		冬青 <i>Ilex purpurea</i>
杨梅科 Myricaceae	杨梅属 Myrica	杨梅 <i>Myrica rubra</i>
豆科 Leguminosae	红豆属 Ormosia	花榈木 <i>Ormosia henryi</i>
落叶阔叶乔木		
樟科 Lauraceae	檫木属 Sassafras	檫木 <i>Sassafras tzumu</i>
豆科 Leguminosae	黄檀属 Dalbergia	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>
		山合欢 <i>Albizia kalkora</i>
		合欢属 Albizia
安息香科 Styracaceae	拟赤杨属 Alniphyllum	拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>
漆树科 Anacardiaceae	南酸枣属 Choerospondias	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>
漆树科 Anacardiaceae	漆树属 Toxicodendron	野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>
槭树科 Aceraceae	槭树属 Acer	橄榄槭 <i>Acer olivaceum</i>
梧桐科 Sterculiaceae	梧桐属 Firmiana	梧桐 <i>Firmiana platanifolia</i>
金缕梅科 Hamamelidaceae	枫香树属 Liquidambar	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>
桦木科 Betulaceae	鹅耳枥属 Carpinus	雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>
榆科 Ulmaceae	榆属 Ulmus	杭州榆 <i>Ulmus changii</i>
壳斗科 Fagaceae	栎属 Quercus	白栎 <i>Quercus fabri</i>
鼠李科 Rhamnaceae	枳椇属 Hovenia	拐枣 <i>Hovenia dulcis</i>

科	属	种
大戟科 Euphorbiaceae	油桐属 Vernicia	油桐 Vernicia fordii
山茱萸科 Cornaceae	榎木属 Cornus	灯台树 Cornus controversa
常绿灌木或小乔木		
山茶科 Theaceae	柃属 Eurya	隔药柃 Eurya muricata 细齿柃 Eurya nitida 窄基红褐柃 Eurya rubiginosa var. attenuata 细枝柃 Eurya loquaiana 柃 sp
	山茶属 Camellia	油茶 Camellia oleifera 茶 Camellia sinensis 连蕊茶 Camellia fraterna
山矾科 Symplocaceae	红淡比属 Cleyera	杨桐 Cleyera japonica
	山矾属 Symplocos	山矾 Symplocos sumuntia 老鼠矢 Symplocos stellaris 黑山山矾 Symplocos heishanensis 光叶山矾 Symplocos lancifolia 四川山矾 Symplocos setchuensis
紫金牛科 Myrsinaceae	紫金牛属 Ardisia	紫金牛 Ardisia japonica 朱砂根 Ardisia crenata 红凉伞 Ardisia crenata f. hortensis
	杜茎山属 Maesa	杜茎山 Maesa japonica
胡颓子科 Elaeagnaceae	胡颓子属 Elaeagnus	胡颓子 Elaeagnus pungens
樟科 Lauraceae	新木姜子属 Neolitsea	浙江新木姜子 Neolitsea aurata var. chekiangensis
金 缕 梅 科 Hamamelidaceae	檵木属 Loropetalum	檵木 Loropetalum chinensis
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 Ilex	亮叶冬青 Ilex viridis 短梗冬青 Ilex buergeri 皱柄冬青 Ilex kengii 光枝刺叶冬青 Ilex hylonoma var. glabra
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 Ilex	冬青 sp1
冬青科 Aquifoliaceae	冬青属 Ilex	冬青 sp2
桃金娘科 Myrtaceae	蒲桃属 Syzygium	赤楠 Syzygium buxifolium
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 Rhododendron	马银花 Rhododendron ovatum
	乌饭树属 Vaccinium	乌饭 Vaccinium bracteatum 米饭花 Vaccinium mandarinorum
蔷薇科 Rosaceae	悬钩子属 Rubus	寒莓 Rubus buergeri 太平莓 Rubus pacificus
	李属 Prunus	腺叶桂樱 Prunus phaeosticta
	石斑木属 Raphiolepis	石斑木 Raphiolepis indica
落叶灌木或小乔木		
八角枫科 Alangiaceae	八角枫属 Alangium	八角枫 Alangium chinense

科	属	种
壳斗科 Fagaceae	栗属 <i>Castanea</i>	茅栗 <i>Castanea seguinii</i>
野茉莉科 Styracaceae	安息香属 <i>Styrax</i>	赛山梅 <i>Styrax confusus</i>
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>
	山胡椒属 <i>Lindera</i>	红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i>
忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	山胡椒 <i>Lindera glauca</i>
大戟科 Euphorbiaceae	野桐属 <i>Mallotus</i>	宜昌荚蒾 <i>Viburnum erosum</i>
		白背叶 <i>Mallotus apeltus</i>
		野桐 <i>Mallotus japonicus</i> var. <i>floccosus</i>
	算盘子属 <i>Glochidion</i>	算盘子 <i>Glochidion puberum</i>
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	映山红 <i>Rhododendron simsii</i>
马鞭草科 Verbenaceae	大青属 <i>Clerodendrum</i>	大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>
漆树科 Anacardiaceae	盐肤木属 <i>Rhus</i>	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>
五加科 Araliaceae	楸木属 <i>Aralia</i>	长刺楸木 <i>Aralia spinifolia</i>
胡桃科 Juglandaceae	化香树属 <i>Platycarya</i>	化香 <i>Platycarya strobilacea</i>
柿科 Ebenaceae	柿属 <i>Diospyros</i>	野柿 <i>Diospyros kaki</i> var. <i>Makino</i>
蔷薇科 Rosaceae	悬钩子属 <i>Rubus</i>	复盆子 <i>Rubus coreanus</i>
		山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>
桑科 Moraceae	构属 <i>Broussonetia</i>	藤葡蟠 <i>Broussonetia kaempferi</i>
茜草科 Rubiaceae		茜草科 sp
常绿攀援灌木或藤		
百合科 Liliaceae	菝葜属 <i>Smilax</i>	菝葜 <i>Smilax china</i>
		暗色菝葜 <i>Smilax lanceifolia</i> var. <i>opaca</i>
		土茯苓 <i>Smilax glabra</i>
夹竹桃科 Apocynaceae	络石属 <i>Trachelospermum</i>	络石 <i>Trachelospermum jasminoides</i>
木通科 Lardizabalaceae	野木瓜属 <i>Stauntonia</i>	白花野木瓜 <i>Stauntonia leucantha</i>
茜草科 Rubiaceae	巴戟天属 <i>Morinda</i>	羊角藤 <i>Morinda umbellata</i>
桑科 Moraceae	榕属 <i>Ficus</i>	珍珠莲 <i>Ficus sarmentosa</i> var. <i>henryi</i>
木兰科 Magnoliaceae	南五味子属 <i>Kadsura</i>	南五味子 <i>Kadsura longipedunculata</i>
忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 <i>Lonicera</i>	金银花 <i>Lonicera japonica</i>
虎耳草科 Saxifragaceae	冠盖藤属 <i>Pileostegia</i>	冠盖藤 <i>Pileostegia viburnoides</i>
落叶攀援灌木或藤本		
葡萄科 Vitaceae	蛇葡萄属 <i>Ampelopsis</i>	广东蛇葡萄 <i>Ampelopsis cantoniensis</i>
豆科 Leguminosae	黄檀属 <i>Dalbergia</i>	香港黄檀 <i>Dalbergia millettii</i>
清风藤科 Sabiaceae	清风藤属 <i>Sabia</i>	鄂西清风藤 <i>Sabia campanulata</i>
卫矛科 Celastraceae	南蛇藤属 <i>Celastrus</i>	南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>
蔷薇科 Rosaceae	悬钩子属 <i>Rubus</i>	红腺悬钩子 <i>Rubus sumatranus</i>
一年生草本		
禾亚科 Agrostidoideae	求米草属 <i>Oplismenus</i>	求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>
多年生草本		
禾本科 Gramineae	淡竹叶属 <i>Lophatherum</i>	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>
	芒属 <i>Miscanthus</i>	五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>
莎草科 Cyperaceae	苔草属 <i>Carex</i>	苔草 sp <i>Carex</i> sp.

科	属	种
菊科 Compositae	千里光属 Senecio	千里光 <i>Senecio scandens</i>
薯蓣 Dioscoreaceae	薯蓣属 Dioscorea	尖叶薯蓣 <i>Dioscorea japonica</i>
鳞毛蕨科	鳞毛蕨属 Dryopteris	鳞毛蕨 sp
Dryopteridaceae		<i>Dryopteris sp.</i>
乌毛蕨科 Blechnaceae	狗脊属 Woodwardia	狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>
里白科 Gleicheniaceae	里白属 Diplopterygium	里白 <i>Diplopterygium glaucum</i>
	芒萁属 Dicranotteris	芒萁 <i>Dicranotteris pedata</i>
凤尾蕨科 Pteridaceae	凤尾蕨属 Pteris	蜈蚣草 <i>Pteris vittata</i>
金星蕨科	金星蕨属 Parathelypteris	金星蕨 <i>Parathelypteris glanduligera</i>
Thelypteridaceae		
竹亚科 Bambusoideae	苦竹属 Pleioblastus	苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>
报春花科 Primulaceae	珍珠菜属 Lysimachia	过路黄 <i>Lysimachia christinae</i>
百合科 Liliaceae	山麦冬属 Ophiopogon	麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>

附录 3 科研成果

已发表论文:

1. **康敏明**, 陈红跃, 陈传国, 达良俊, 吴启堂, 何淑琼. 重金属污染下台湾相思和尾叶桉根区土壤微生物群落多样性. 华东师范大学学报 (自然科学版), 2009(2):50-60
2. 宋坤, 杨徐烽, **康敏明**, 达良俊. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究 (II): 主要常绿树种的生长格局. 华东师范大学学报(自然科学版), 2008(4):12-24
3. 陈红跃, 刘钱, **康敏明**, 刘烈旺, 徐英宝. 东江水源林不同混交组合林地枯落物和土壤持水能力研究. 生态环境, 2006, 15(4):796-801
4. Da Liang-Jun, **Kang Min-Ming**, Song Kun, Shang Kan-Kan, Yang Yong-Chuan, Xia Ai-Mei, Qi Yu-Feng. Altitudinal zonation of human-disturbed vegetation on Mt. Tianmu, Eastern China. Ecological Research(SCI). Accepted

参考文献

- [1] Aiba M. & Nakashizuka T. (2005) Sapling structure and regeneration strategy in 18 *Shorea* species co-occurring in a tropical rainforest. *Annals of Botany* 96: 313-321.
- [2] Alonso C. & Herrera C. M. (1996) Variation in herbivory within and among plants of *Daphne laureola* (Thymelaeaceae): Correlation with plant size and architecture. *Journal of Ecology* 84: 495-502.
- [3] Armesto J., Mitchell J. & Villagran C. (1986) A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica* 18: 1-11.
- [4] Baniya C. B., Solhoy T. & Vetaas O. R. (2009) Temporal changes in species diversity and composition in abandoned fields in a trans-Himalayan landscape, Nepal. *Plant Ecology* 201: 383-399.
- [5] Bellingham P. J. (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409-416.
- [6] Bond W. & Midgley J. (2003) The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International journal of plant science* 163: 103-114.
- [7] Borchert R. & Slade N. A. (1981) Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees. *Botanical Gazette* 142:394-401.
- [8] Brokaw N. (1985) Tree falls, regrowth and community structure in tropical forests. Academic Press, Orlando, FL, USA.
- [9] Canadell J. & Lopez-Soria L. (1998) Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. *Functional Ecology* 12: 31-38.
- [10] Canham C. & Marks P. (1985) The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. Academic Press, London.
- [11] Clarke P. J., Knox K. J. E., Wills K. E. & Campbell M. (2005) Landscape patterns of woody plant response to crown fire: disturbance and productivity influence sprouting ability. *Journal of Ecology* 93: 544-555.
- [12] Clements F. (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284. doi:210.2307/2256278.
- [13] Collins S. L., Glenn S. M. & Gibson D. J. (1995) Experimental-Analysis of Intermediate Disturbance and Initial Floristic Composition - Decoupling Cause and Effect. *Ecology* 76: 486-492.
- [14] Connell J. (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- [15] Cruz A. & Moreno J. M. (2001) Seasonal course of total non-structural carbohydrates in the lignotuberos Mediterranean-type shrub *Erica australis*. *Oecologia* 128: 343-350.
- [16] Cruz A., Perez B. & Moreno J. M. (2003) Plant stored reserves do not drive resprouting of the lignotuberos shrub *Erica australis*. *New Phytologist* 157: 251-261.
- [17] Diaz S., Hodgson J. G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J. H. C., Jalili A., Montserrat-Marti G., Grime J. P., Zarrinkamar F., Asri Y., Band S. R.,

- Basconcelo S., Castro-Diez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Perez-Harguindeguy N., Perez-Rontome M. C., Shirvany F. A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martinez M., Romo-Diez A., Shaw S., Siavash B., Villar-Salvador P. & Zak M. R. (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.
- [18] Diaz S., McIntyre S., Lavorel S. & Pausas J. G. (2002) Does hairiness matter in Harare? Resolving controversy in global comparisons of plant trait responses to ecosystem disturbance. *New Phytologist* 154: 7-9.
- [19] Donohue K., Foster D. R. & Motzkin G. (2000) Effects of the past and the present on species distribution: land-use history and demography of wintergreen. *Journal of Ecology* 88: 303-316.
- [20] Egler F. (1954) Vegetation science concepts I. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412-417.
- [21] Ellsworth D. S. & Reich P. B. (1996) Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology* 77: 581-594.
- [22] Ellsworth J. W., Harrington R. A. & Fownes J. H. (2004) Seedling emergence, growth, and allocation of Oriental bittersweet: effects of seed input, seed bank, and forest floor litter. *Forest Ecology and Management* 190: 255-264.
- [23] Evans J. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- [24] Fernandez-Palacios J. M. & Arevalo J. R. (1998) Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology* 137: 21-29.
- [25] Fladung M., Nowitzki O., Ziegenhagen B., Kumar S. (2003). Vegetative and generative dispersal capacity of field released transgenic aspen trees. *Trees* 17:412-416.
- [26] Gonzalez-Real M. M. & Baille A. (2000) Changes in leaf photosynthetic parameters with leaf position and nitrogen content within a rose plant canopy (*Rosa hybrida*). *Plant Cell and Environment* 23: 351-363.
- [27] Guariguata M. R. & Dupuy J. M. (1997) Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica* 29: 15-28.
- [28] Halle F., Oldeman R. & Tomlinson P. (1978) Tropical trees and forests, an architecture analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- [29] Han W. X., Fang J. Y., Guo D. L. & Zhang Y. (2005) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist* 168: 377-385.
- [30] Horn J. S. (1979) Adaptation from the perspective of optimality. In: Solbrig, O. T. et al. eds. *Topics in plant population biology*. Columbia Univ. Press, New York. p48-61.
- [31] Johnson P. S. (1993) Perspectives on the ecology and silviculture of

- oak-dominated forests in the Central and Eastern State. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NC-153. p28.
- [32] Küppers M. (1989) Ecological significance of above ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 375-379.
 - [33] Kenkel N. C., Hendrie M. L. & Bella I. E. (1997) A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *Journal of vegetation science* 8.
 - [34] Kinloch J. E. & Friedel M. H. (2005) Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 1: seed bank and vegetation dynamics. *Journal of Arid Environments* 60: 133-161.
 - [35] Kitazawa T. & Ohsawa M. (2002) Pattern of species diversity in rural herbaceous communities under different management regimes, Chiba, central Japan. *Biological Conservation* 104: 239-249.
 - [36] Lara D. P., Oliveira L. A., Azevedo I. F. P., Xavier M. F., Silveira F. A. O., Carneiro M. A. A. & Fernandes G. W. (2008) Relationships between host plant architecture and gall abundance and survival. *Revista Brasileira De Entomologia* 52: 78-81.
 - [37] Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T. D. A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474-478.
 - [38] Lee D. W., Baskaran K., Mansor M., Mohamad H. & Yap S. K. (1996) Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77: 568-580.
 - [39] Lima J. D., Mosquim P. R. & Da Matta F. M. (1999) Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *Phaseolus vulgaris* as affected by nitrogen and phosphorus deficiency. *Photosynthetica* 37: 113-121.
 - [40] McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E. & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178-185.
 - [41] Michael A. J. (1998) The response of plant communities to human disturbance in Southern Indiana Forests. Doctor thesis. Purdue University, West Lafayette.
 - [42] Nakamura A., Morimoto Y. & Mizutani Y. (2005) Adaptive management approach to increasing the diversity of a 30-year-old planted forest in an urban area of Japan. *Landscape and Urban Planning* 70: 291-300.
 - [43] Nepstad D. C., Uhl C., Pereira C. A. & daSilva J. M. C. (1996) A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
 - [44] Niering W. A. (1953) The past and present vegetation of High Point State Park, New Jersey. *Ecological Monographs* 23:127-148.
 - [45] Niinemets U., Portsmouth A., Tena D., Tobias M., Matesanz S. & Valladares F. (2007) Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany* 100: 283-303.
 - [46] Noble I. & Dirzo R. (1997) Forests as human-dominated ecosystems. *Science*

277: 522-525.

- [47] Ohsawa M. (1984) Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region Mt. Fuji. *Vegetatio* 57: 15-52.
- [48] Oosting H. (1942) An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. *American midland naturalist* 28: 1-126.
- [49] Otero-Arnaiz A., Castillo S., Meave J. & Ibarra-Manriquez G. (1999) Isolated pasture trees and the vegetation under their canopies in the Chiapas Coastal Plain, Mexico. *Biotropica* 31: 243-254.
- [50] Oyugi J. O., Brown J. S. & Whelan C. J. (2008) Effects of human disturbance on composition and structure of *Brachystegia* woodland in Arabuko-Sokoke Forest, Kenya. *African Journal of Ecology* 46: 374-383.
- [51] Peltzer D. A., Bast M. L., Wilson S. D. & Gerry A. K. (2000) Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. *Forest Ecology and Management* 127: 191-203.
- [52] Phillips O., Hall P., Sawyer S. & Vasquez R. (1997) Species richness, tropical forest dynamics, and sampling: Response. *Oikos* 79: 183-187.
- [53] Poorter H., Pepin S., Rijkers T., de Jong Y., Evans J. R. & Korner C. (2006) Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany* 57: 355-371.
- [54] Preston K. A. (1999) Can plasticity compensate for architectural constraints on reproduction? Patterns of seed production and carbohydrate translocation in *Perilla frutescens*. *Journal of Ecology* 87: 697-712.
- [55] Pujol B., Salager J. L., Beltran M., Bousquet S. & McKey D. (2008) Photosynthesis and leaf structure in domesticated cassava (*Euphorbiaceae*) and a close wild relative: Have leaf photosynthetic parameters evolved under domestication? *Biotropica* 40: 305-312.
- [56] Rees M., Condit R., Crawley M., Pacala S. & Tilman D. (2001) Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293: 650-655.
- [57] Reich P. B., Buschena C., Tjoelker M. G., Wrage K., Knops J., Tilman D. & Machado J. L. (2003) Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences. *New Phytologist* 157: 617-631.
- [58] Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. S., Vose J. M., Volin J. C., Gresham C. & Bowman W. D. (1998) Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471-482.
- [59] Restrepo C. & Alvarez N. (2006) Landslides and their contribution to land-cover change in the mountains of Mexico and Central America. *Biotropica* 38: 446-457.
- [60] Rudgers J. A. & Whitney K. D. (2006) Interactions between insect herbivores and a plant architectural dimorphism. *Journal of Ecology* 94: 1249-1260.
- [61] Rydgren K., Okland R. H. & Hestmark G. (2004) Disturbance severity and community resilience in a boreal forest. *Ecology* 85: 1906-1915.
- [62] Sagar R., Raghubanshi A. S. & Singh J. S. (2003) Tree species composition,

- dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management* 186: 61-71.
- [63] Seino T. (1998) Intermittent shoot growth in saplings of *Acanthopanax sciadophylloides* (Araliaceae). *Annals of Botany* 81: 535-543.
 - [64] Silvertown J., Poulton P., Johnston A. & al e. (2006) The Park Grass Experiment 1856 - 2006: Its Contribution to Ecology. *Journal of Ecology* 94: 801-814.
 - [65] Singh J. (2002) The biodiversity crisis: a multifaceted review. *Curr Sci* 82: 638-647.
 - [66] Steingraeber D. A. (1979) Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (*Acer saccharum*) saplings. *American Journal of Botany* 66: 441-445.
 - [67] Steingraeber D. A. (1982) Phenotypic plasticity of branching patterns in sugar maple (*Acer saccharum*) *American Journal of Botany* 69: 638-640.
 - [68] Steingraeber D. A. & Waller D. M. (1986) Non-stationarity tree branching patterns and bifurcation ratios. *Proceedings of the Royal Society of London B* 228: 187-194.
 - [69] Takahashi K. (1996) Plastic response of crown architecture to crowding in understory trees of two co-dominating conifers. *Annals of Botany* 77: 159-164
 - [70] Takahashi K., Mitsuishi D., Uemura S., Suzuki J. I. & Hara T. (2003) Stand structure and dynamics during a 16-year period in a sub-boreal conifer-hardwood mixed forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management* 174: 39-50.
 - [71] Takashima T, Hikosake K, Hirose T. (2004) Photosynthesis or persistence nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell and Environment* 27:1047-1054.
 - [72] Toniato M. T. Z. & de Oliveira-Filho A. T. (2004) Variations in tree community composition and structure in a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil related to different human disturbance histories. *Forest Ecology and Management* 198: 319-339.
 - [73] Turner M. & Dale V. (1990) Modelling landscape disturbance. *Ecological studies: Analysis and Synthesis* 82: 323-352.
 - [74] Uhl C. & Jordan C. (1984) Succession and Nutrient Dynamics Following Forest Cutting and Burning in Amazonia. *Ecology* 65: 1476-1490.
 - [75] Vázquez-Yánes C. & Orazco-Segovia A. (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
 - [76] Velazquez E. & Gomez-Sal A. (2008) Landslide early succession in a neotropical dry forest. *Plant Ecology* 199: 295-308.
 - [77] Vendramini F., Diaz S., Gurvich D. E., Wilson P. J., Thompson K. & Hodgson J. G. (2002) Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 154: 147-157.
 - [78] Wangda P. & Ohsawa M. (2006) Structure and regeneration dynamics of dominant tree species along altitudinal gradient in a dry valley slopes of the Bhutan Himalaya. *Forest Ecology and Management* 230: 136-150.

- [79] Wassie A., Sterck F. J., Teketay D. & Bongers F. (2009) Tree Regeneration in Church Forests of Ethiopia: Effects of Microsites and Management. *Biotropica* 41: 110-119.
- [80] Watson M. A., Geber M. A. & Jones C. S. (1995) Ontogenic Contingency and the Expression of Plant Plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 474-475.
- [81] White P. (1983) Evidence that temperate east North American evergreen woody plants follow Corner's rules. *New Phytologist* 95: 139-145.
- [82] Wilson P. J., Thompson K. & Hodgson J. G. (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155-162.
- [83] Wright S. J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- [84] Yan E. R., Wang X. H. & Huang J. J. (2006) Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant and Soil* 289: 187-197.
- [85] Yokozawa M., Kubota Y. & Hara T. (1996) Crown architecture and species coexistence in plant communities. *Annals of Botany* 78: 437-447.
- [86] Zhou C., Han S. & Xu W. (2001) Modular dynamics and structure of *Picea mongolica*. *武汉植物学研究* 19: 369-376.
- [87] Zhu J. J., Mao Z. H., Hu L. & Zhang J. X. (2007) Plant diversity of secondary forests in response to anthropogenic disturbance levels in montane regions of northeastern China. *Journal of Forest Research* 12: 403-416.
- [88] Zhu W. Z., Cheng S., Cai X. H., He F. & Wang J. X. (2009) Changes in plant species diversity along a chronosequence of vegetation restoration in the humid evergreen broad-leaved forest in the Rainy Zone of West China. *Ecological Research* 24: 315-325.
- [89] www.fao.org/forestry
- [90] www.fgr.cn
- [91] 安树青, 王峥峰, 朱学雷, 洪必恭, 赵儒林 (1997a) 土壤因子对次生森林群落物种多样性的影响. *武汉植物学研究* 15: 143-150.
- [92] 安树青, 王峥峰, 朱学雷, 刘志礼, 洪必恭, 赵儒林 (1997b) 土壤因子对次生森林群落演替的影响. *生态学报* 17: 45-50.
- [93] 包维楷, 刘照光 (1999) 岷江上游大沟流域驱动植被退化的人为干扰体研究. *应用与环境生物学报* 5: 233-239.
- [94] 包维楷, 刘照光, 刘朝禄, 袁亚夫, 刘仁东 (2000) 中亚热带湿性常绿阔叶次生林自然恢复 15 年来群落乔木层的动态变化. *植物生态学报* 24: 702-709.
- [95] 包维楷, 陈庆恒 (1999) 生态系统退化的过程及其特点. *生态学杂志* 18: 36-42.
- [96] 蔡永立, 李恺, 胡星明, 张天澍 (2007) 常绿阔叶林优势种栲树种子散布与幼苗更新. In: 宋永昌, 陈小勇, 等. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 科学出版社, 北京. p139-164.
- [97] 蔡飞 (1993) 中国中亚热带东部木荷林研究. 博士, 华东师范大学, 上海.
- [98] 陈小勇, 宋永昌 (2004) 受损生态系统类型及影响其退化的关键因素. *长江流域资源与环境* 13: 78-83.

- [99] 陈小勇, 张庆费, 吴化前, 宋永昌 (1996) 黄山西坡青冈种群结构与分布格局研究. 生态学报 16: 325-327.
- [100] 陈波, 宋永昌, 达良俊 (2002) 木本植物的构型及其在植物生态学研究的进展. 生态学杂志 21: 52-56.
- [101] 陈波, 达良俊 (2003) 栲树不同生长发育阶段的枝系特征分析. 武汉植物学研究 21: 226-231.
- [102] 陈灵芝 (1990) 退化生态系统恢复与人工生态系统重建研究刻不容缓. 生物科学信息 2: 104-105.
- [103] 达良俊, 杨永川, 宋永昌 (2004) 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. 植物生态学报 28: 376-384.
- [104] 达良俊, 陈波, 宋坤, 杨同辉 (2007) 常绿阔叶林生态系统干扰与恢复定位实验. In: 宋永昌, 陈小勇, 等. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 科学出版社, 北京. p416-451.
- [105] 达良俊, 宋坤 (2008) 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究 (I): 生态恢复实验与长期定位. 华东师范大学学报 (自然科学版) 4: 1-11.
- [106] 丁圣彦 (2001) 浙江天童常绿阔叶林演替系列栲树和木荷成为优势种的原因. 河南大学学报 (自然科学版) 31: 79-83.
- [107] 丁圣彦, 宋永昌 (1999) 浙江天童常绿阔叶林演替系列优势种光合生理生态的比较. 生态学报 19: 318-323.
- [108] 丁圣彦, 卢训令, 李昊民 (2007) 常绿阔叶林退化过程中群落光环境与优势种生理生态特征. In: 宋永昌, 陈小勇, 等. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 科学出版社, 北京. p89-116.
- [109] 高三平, 李俊祥, 徐明策, 陈熙, 戴洁 (2007) 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N、P 化学计量学特征. 生态学报 27: 947-952.
- [110] 葛滢, 常杰, 陈增鸿, 潘晓东, 刘珂 (1999) 石栎净光合作用与环境因子的关系. 浙江林业科技 19: 30-35.
- [111] 贺金生, 陈伟烈, 江明喜, 金义兴, 胡东, 路鹏 (1998) 长江三峡地区退化生态系统植物群落物种多样性特征. 生态学报 18: 399-407.
- [112] 胡正华, 于明坚 (2006) 浙江古田山常绿阔叶林演替序列研究: 群落物种多样性. 生态学杂志 25: 603-606.
- [113] 黄忠良, 孔国辉, 何道泉 (2000) 鼎湖山植物群多样性的研究. 生态学报 20: 193-198.
- [114] 金泽新 (1997) 浙江天台山七子花种群结构与分布格局研究. 生态学杂志 16: 15-19.
- [115] 李博 (2000) 生态学. 高等教育出版社, 北京.
- [116] 李翠环, 余树全, 周国模 (2002) 亚热带常绿阔叶林植被恢复研究进展. 浙江林学院学报 19: 325~329.
- [117] 李兴东 (1995) 常绿阔叶林的演替. In: 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海. p114-142.
- [118] 李庆康, 马克平 (2002) 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. 植物生态学报 26: 9-19.
- [119] 黎云祥, 陈利, 杜道林, 刘玉成 (1998) 四川大头茶的分枝率和顶芽动态. 生态学报 18: 309-314.
- [120] 刘世忠, 敖惠修, 何道泉, 夏汉平 (1998) 粤东五华县亚热带季风常绿阔叶

- 林退化生态系统恢复的初步研究. 热带亚热带植物学报 6: 57-64.
- [121] 刘金林, 周秀佳, 顾泳洁, 周家骏, 郑富源 (1983) 浙江省午潮山次生植被恢复过程中的群落学剖析. 植物生态学与地植物学丛刊 7: 8-19.
- [122] 刘增文, 李雅素 (1997) 论森林干扰. 陕西林业科技 1: 28-32.
- [123] 刘艳红, 赵慧勋 (2000) 干扰与物种多样性维持理论研究进展. 北京林业大学学报 22: 101-105.
- [124] 卢训令 (2006) 不同干扰背景下常绿阔叶林主要优势种幼苗幼树光合生理生态特性比较. 硕士论文, 河南大学, 郑州.
- [125] 罗应华 (2004) 大明山常绿阔叶林退化生态系统自然恢复过程中群落动态学研究. 硕士论文, 广西大学, 南宁.
- [126] 马克平 (2008) 大型固定样地: 森林生物多样性定位研究的平台. 植物生态学报 32: 237.
- [127] 毛志宏, 朱教君 (2006) 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响. 生态学报 26: 2695-2701.
- [128] 孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007) 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报 31: 150-165.
- [129] 米湘成, 马克平 (2003) 中国植物生态学研究进展 II. 中国植物群落生态学研究. 植物学报 45: 70-76.
- [130] 莫季平 (1995) 常绿阔叶林种子库和幼苗库. In: 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海. p79-92.
- [131] 彭少麟 (1995) 中国南亚热带退化生态系统的恢复及其生态效应. 应用与环境生物学报 1: 403-414.
- [132] 彭少麟 (1996) 南亚热带森林群林群落动态学. 科学出版社, 北京.
- [133] 任海, 彭少麟 (2001) 恢复生态学导论. 科学出版社, 北京.
- [134] 石胜友, 李旭光, 王周平, 齐代华, 许文蔚, 何正明 (2001) 缙云山风灾迹地生态恢复过程中的群落动态研究. 西南师范大学学报 (自然科学版) 26: 57-61.
- [135] 石胜友, 杨季冬, 王周平, 李旭光 (2002) 缙云山风灾迹地人工混交林生态恢复过程中物种多样性研究. 生物多样性.
- [136] 宋永昌 (2001) 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海.
- [137] 宋永昌, 王祥荣 (1995) 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海.
- [138] 宋永昌, 陈小勇, 王希华 (2005) 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望. 华东师范大学学报 (自然科学版) 1: 1-8.
- [139] 宋永昌, 陈小勇, 等 (2007) 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 科学出版社, 北京.
- [140] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 欧阳资文 (2008) 桂西北喀斯特人为干扰区植被的演替规律与更新策略. 山地学报 26: 597-604.
- [141] 宋坤 (2007) 天童常绿阔叶林米槠-木荷群落历史动态及干扰事件的重建. 硕士论文, 华东师范大学, 上海.
- [142] 宋坤, 杨徐烽, 康敏明, 达良俊 (2008) 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究(II): 主要常绿树种的生长格局. 华东师范大学学报 (自然科学版) 4: 12-24.
- [143] 苏志尧, 吴大荣, 陈北光. (2000) 粤北天然林优势种群结构与空间格局动态.

- 应用生态学报 11: 337-341.
- [144]孙谷畴 (1994) 亚热带季风常绿阔叶林植被恢复 I. 原理: 不同干扰林地植物光合作用对环境因子的反应. 应用生态学报 5: 37-42.
- [145]孙书存, 陈灵芝 (1999a) 不同生境中辽东栎的构型差异. 生态学报 19: 359-364.
- [146]孙书存, 陈灵芝 (1999b) 辽东栎植冠的构型分析. 植物生态学报 23: 433-440.
- [147]王希波 (2005) 天童地区常绿阔叶林萌枝更新特征与群落演替. 硕士论文, 华东师范大学, 上海.
- [148]王希华, 闫恩荣, 严晓, 王良衍 (2005) 中国东部常绿阔叶林退化群落分析及恢复重建研究的一些问题. 生态学报 25: 1796-1803.
- [149]王树功, 周永章, 黎夏, 陈桂珠 (2005) 干扰对河口湿地生态系统的影响分析. 中山大学学报 (自然科学版) 44: 107-111.
- [150]王辉, 蔡志全, 蔡传涛, 张硕新 (2008) 不同光照和营养条件下两种不同寿命热带先锋种的对比研究. 武汉植物学研究 26: 134-141.
- [151]温远光 (1998a) 大明山退化生态系统植物生长动态分析. 广西农业生物科学 17: 113-122.
- [152]温远光 (1998b) 退化生态系统恢复过程木本植物密度的变化. 广西农业大学学报 17: 168-174.
- [153]温远光, 李信贤 (1998) 大明山退化生态系统的垂直结构及动态研究. 广西农业大学学报 17: 160-167.
- [154]温远光, 李信贤, 元昌安, 梁宏温, 黄承标, 和太平, 赖家业 (1996) 大明山天坪采伐区天然次生林优势树种种群结构及动态初步研究. 广西农业生物科学 15: 118-124.
- [155]温远光, 元昌安, 李信贤, 和太平, 赖家业 (1998a) 大明山中山植被恢复过程植物物种多样性的变化. 植物生态学报 22: 33-40.
- [156]温远光, 和太平, 赖家业, 李信贤, 黄志辉 (1998b) 大明山退化生态系统的植物区系分析. 广西农业生物科学.
- [157]温远光, 梁宏温, 和太平, 赖家业, 黄承标, 李信贤, 黄志辉, 黄棉, 周继忠 (1998c) 大明山退化生态系统群落光照的变化. 广西农业大学学报 17: 199-203.
- [158]温远光, 梁宏温, 和太平, 赖家业, 黄承标, 李信贤, 黄志辉, 黄棉, 周继忠 (1998d) 大明山退化生态系统群落的温湿特征. 广西农业大学学报 17: 204-210.
- [159]温远光, 赖家业, 梁宏温, 和太平, 黄志辉 (1998e) 大明山退化生态系统群落的外貌特征研究. 广西农业生物科学 17: 154-159.
- [160]邬建国 (2000) 景观生态学——格局、过程、尺度与等级. 高等教育出版社, 北京.
- [161]吴海勇, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 黎星辉, 宋希娟, 欧阳资文 (2008) 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复与土壤养分变化. 水土保持学报. 22: 143-147.
- [162]谢帆, 王素珍 (1983) 恢复与发展井岗山区常绿阔叶林的初步探讨. 生态学报: 49-55.
- [163]徐程扬 (2001) 不同光环境下紫椴幼树树冠结构的可塑性响应. 应用生态

学报 13: 339-343.

- [164]杨永川 (2005) 中国中亚热带东部低山丘陵地形梯度上植被的分异及其形成和维持机制. 博士论文, 华东师范大学, 上海.
- [165]杨永川, 达良俊, 陈波 (2006) 天童米槠-木荷群落主要树种的结构及空间格局. 生态学报 26: 2927-2938.
- [166]杨徐烽 (2008) 天童国家森林公园不同受损程度常绿阔叶林恢复初期研究: 植物群落与生境动态. 硕士论文, 华东师范大学, 上海.
- [167]杨梅 (2004) 不同人为干扰强度甜槠群落结构特征及种群动态的研究. 福建农林大学, 福州.
- [168]杨梅, 林思祖, 曹光球, 刘洪波, 曹子林 (2007) 人为干扰对常绿阔叶林主要种群分布格局的影响. 中国生态农业学报 15: 9-11.
- [169]闫恩荣 (2006) 常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库动态及植物的养分利用策略. 博士论文, 华东师范大学, 上海.
- [170]闫恩荣, 王希华 (2007) 常绿阔叶林退化过程中土壤与植物系统的相互作用. In: 宋永昌, 陈小勇, 等. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 科学出版社, 北京. p196-237.
- [171]曾馥平, 彭晚霞, 宋同清, 王克林, 吴海勇, 宋希娟, 曾昭霞 (2007) 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征. 生态学报 22: 143-147
- [172]赵平, 彭少麟, 张烜炜 (1999a) 恢复生态学最新研究进展和国外动态. 资源生态环境网络研究动态 10: 1-5.
- [173]赵平, Kriebitzsch W., 张志权 (1999b) 欧洲 3 种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、叶绿素含量和氮素含量. 热带亚热带植物学报 7: 133-139.
- [174]赵其国 (2002) 中国东部红壤地区土壤退化的时空变化、机理及调控. 科学出版社, 北京.
- [175]张光富 (2001) 浙江天童灌丛植被的土壤种子库与幼苗库特征. 云南植物研究 23: 209-215.
- [176]张林, 罗天祥 (2004) 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报 28: 844-852.
- [177]张朝芳 (1995) 天童国家森林公园的蕨类植物. In: 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海. p152-155.
- [178]张鼎华, 林肖文 (1993) 采伐迹地恢复阔叶林与人工栽杉土壤肥力变化差异的初步研究. 生态学报 13: 261-266.
- [179]张德罡 (2002) 东祁连山杜鹃灌丛生态特征及受损恢复的研究. 博士论文, 甘肃农业大学, 兰州.
- [180]张庆费, 宋永昌, 由文辉 (1999a) 浙江天童植物群落次生演替与土壤肥力的关系. 生态学报 19: 174-178.
- [181]张庆费, 由文辉, 宋永昌 (1999b) 浙江天童植物群落次生演替对土壤化学性质的影响. 应用生态学报 10: 19-22.
- [182]张笃见, 由文辉 (1998) 浙江天童常绿阔叶林地被层的种类组成. 华东师范大学学报 (自然科学版): 95-101.
- [183]张笃见, 叶晓娅, 由文辉 (1999) 浙江天童常绿阔叶林地被层的研究. 植物生态学报 23: 544-556.
- [184]浙江植物志编辑委员会 (1993) 浙江植物志. 浙江科学技术出版, 杭州.

- [185]周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 咎启杰 (1999) 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中的群落动态. 植物学报 41: 877-886.
- [186]中国科学院南京土壤研究所 (1978) 土壤理化分析. 上海科学技术出版社, 上海.
- [187]朱守谦, 陈正仁, 魏鲁明 (2002) 退化喀斯特森林自然恢复的过程和格局. 贵州大学学报 (农业与生物科学版) 21: 19-25.
- [188]朱教君, 刘足根 (2004) 森林干扰生态研究. 应用生态学报 15: 1703-1710.

后记

二十一年的学生生涯终于在这一天要结束了，心中有无限的感慨，却不知如何说起。纵然，求学路上的挫折，求职场上的不利，终挥不去心中对生态学的热爱。

首先，十分感谢导师达良俊教授在三年以来给予的悉心指导，从论文的选题、野外调查、论文撰写到修改，无一不凝聚着导师大量的心血，尤其因为我的文字表达和归纳总结能力薄弱，让导师煞费苦心。在此，深深地感谢我的导师，道一声：您辛苦了！在生活上，导师也给予了不尽的关怀，并从自身的言行举止上教导我们要严于律己，宽以待人，这也是三年来最大的收获之一。

深深感谢本系宋永昌教授、王希华教授、陈小勇教授、李德志教授、李俊祥副教授、闫恩荣副教授、邓鸿副教授在我的学习过程中给予的帮助。感谢钱晓海老师和杨海波老师在仪器上提供的方便。感谢生科院李宏庆副教授在植物辨认方面给予的帮助。非常感谢天童国家森林公园的王良衍场长、王阿昌场长及夫人蔡秀菊、王波及夫人马迎春、在野外工作和生活中给予的大力支持和热心照顾！

衷心感谢植工研（VEUE）教研室前辈：杨永川，杨同辉，方和俊，郑思俊，宋坤，杨徐烽等在样地设置、监测仪器安装以及每年样地调查过程中的所有辛苦付出，为我的后续研究提供了很好的平台和基础！特别感谢师妹张奇平在野外调查、室内实验以及数据处理的各个过程中提供的巨大帮助！感谢师弟夏体渊、戚裕锋、章君果、商侃侃、黄焰城、张智顺，感谢师妹王娟、杜璟、曹雅蓓、陈晓双和杨珏在野外调查中提供的帮助；感谢沈沉沉在室内实验中提供的帮助。特别感谢师弟宋坤、杨徐烽、商侃侃在我的论文设计和撰写过程中给予的指导和帮助。感谢师弟夏体渊和张凯旋在 PPT 的展示方面提供的很好的建议。感谢师姐李丽娜，师妹小猪、罗虹、刘海星的关心和帮助。感谢 VEUE 所有成员！

感谢所有在天童奋斗过的兄弟姐妹：蛋蛋、张巍巍、麦麦、小鱼、小鸟、狐狸、磨磨、加菲、细崽、绿人、蟀蟀、孙灿、杜璟、贝贝、阳阳、周武。和大家一起并肩作战的日子，是一生中最珍贵的回忆！

最后，深深感谢我的父母，在我漫长求学生涯中的默默支持与付出！求学之路就要结束了，我希望用我的努力来回报你们的养育之恩！

康敏明

2009 年 5 月